VISIT…

LANZAROTE Caliente.COM

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

И. Е. КУЗЬМИНА

ЛОШАДИ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

ОТ ПЛИОЦЕНА ДО СОВРЕМЕННОСТИ



ISSN 0206–0477

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА
Том 273

Выпускаются с 1932 года

И. Е. КУЗЬМИНА

ЛОШАДИ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ ОТ ПЛИОЦЕНА ДО СОВРЕМЕННОСТИ

Санкт-Петербург
1997

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE
Vol. 273

I. E. KUZMINA

HORSES OF NORTH EURASIA FROM THE PLIOCENE TILL THE PRESENT TIME

EDITOR N. K. VERESCHAGIN

Главный редактор
директор Зоологического института РАН
член-кор. РАН *А. Ф. Алимов*

Редакционная коллегия:
Я. И. Старобогатов (редактор серии), *Ю. С. Балашов, Л. Я. Боркин, И. С. Даревский, В. А. Заславский, И. М. Кержнер, В. А. Тряпицын, И. М. Фокин, В. В. Хлебович* (зам. редактора), *С. Я. Цалолихин*

Рецензенты:
В. С. Байгушева, Р. Л. Потапов

Редактор *Н. К. Верещагин*

УДК 569.723; 599.75

Монография посвящена изучению морфологии, систематики и филогении плиоценовых, плейстоценовых и современных лошадей Евразии. Она написана на основании палеонтологических материалов, полученных за последние 50 лет. Проведена ревизия видового состава подсемейства. Автором выделены новые для фауны нашей страны подрод, виды и подвиды лошадей. Высказано новое предположение о предке домашней лошади. Книга представляет интерес для широкого круга териологов, палеонтологов и геологов.

На обложке — палеолитическое изображение головы лошади из грота Нио близ Тараскона, Франция, эпоха мадлен.

РФФИ Книга подготовлена и выпущена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты 95-04-28519б и 97-04-62122).

Л $\frac{2002000000}{055(02)3-97}$ Без объявления

© И. Е. Кузьмина, 1997
© Зоологический институт РАН, 1997

ВВЕДЕНИЕ

Лошади — одна из наиболее широко распространенных групп плиоценовых и плейстоценовых млекопитающих, изучение которых имеет большое значение как для понимания эволюционных процессов, так и для палеогеографических реконструкций и биостратиграфии.

Изучению отряда непарнокопытных, к которому относится семейство лошадиных, исторически уделялось большое внимание, и были предприняты многие классические исследования отечественных палеонтологов. До наших дней в большинстве работ по теории эволюции и дарвинизму обязательно приводятся примеры, касающиеся эволюции в семействе лошадиных.

После выхода в свет крупной сводки Громовой (1949), посвященной изучению истории рода *Equus* в Старом Свете, накоплен большой материал по лошадям позднего плиоцена и особенно плейстоцена. За последние 30–40 лет в нашей стране вышло немало публикаций, содержащих описания ископаемых остатков лошадей (Вангенгейм, 1961, 1977; Русанов, 1968; Шер, 1971; Верещагин, Лазарев, 1977; Байгушева, 1978; Шарапов, 1975, 1980; Кожамкулова, 1981; Габуния, Векуа, 1989; Форонова, 1990). Многим формам был присвоен ранг нового вида, а часто костные остатки описаны без точного видового определения, фактически указывающего только подрод. Неясное таксономическое положение отдельных форм затрудняет применение их в стратиграфии, делает невозможным решение вопросов систематики и филогении, поэтому оценка и ревизия новых описаний необходима. Тем более, что среди коллег-иппологов в Западной Европе более изученными остаются древние позднеплиоценовые и раннеплейстоценовые виды (Musil, 1969; Eisenmann, 1980, 1981), тогда как многие виды антропогеновых лошадей Восточной Европы и Сибири рассматриваются суммарно, как один вид *Equus caballus* L. 1759 (Azzaroli, 1990).

Данная работа посвящена изучению лошадей подсемейства Equinae (Equidae, Perissodactyla, Mammalia), обитавших в Северной Евразии от позднего плиоцена до современности. В ней использована стратиграфическая шкала, принятая Междуведомственным стратиграфическим комитетом в 1964 г. и схема подразделений антропогена

(Громов и др., 1969), примененная в Каталоге млекопитающих СССР (1981) с учетом новых данных по геохронологии четвертичного периода (Никифорова и др. 1987), по которой плиоцен делится на ранний, средний и поздний, а плейстоцен — на древний, ранний, средний и поздний. Длительность позднего плиоцена — около 1 млн лет, плейстоцена — более 2 млн лет, голоцена — 10 тыс. лет. Под Северной Евразией подразумевается территория нашего бывшего государства.

В настоящее время подсемейство Equinae представлено единственным родом *Equus*, включающим 6 подродов. Два из них (зебры подродов *Dolichohippus* Heller, 1912 и *Hippotigris* Smith, 1841) обитают в Африке и здесь рассмотрены не будут. Представители остальных 4 подродов *Equus* L., 1758, *Allohippus* Kretzoi, 1938, *Hemionus* Stehlin et Graziosi, 1935 и *Asinus* Frisch, 1775, насчитывающие более 40 видов, обитали в Евразии. До настоящего времении дожили кулан *E. hemionus* Pall., 1775 и лошадь Пржевальского *E. przewalskii* Polijakov, 1881 — только в зоопарках, и 2 вида в одомашненном состоянии: лошадь *E. caballus* L., 1758 и осел *E. asinus* Brisson, 1762.

Новые палеонтологические данные, полученные за последние 50 лет, позволили на массовом материале составить и дополнить морфометрические характеристики вымерших видов; дать математические критерии различий, связанных с полом; выявить действительно новые виды лошадей для фауны Северной Евразии; уточнить границы распространения и изменения ареалов во времени; восстановить палеоклиматическую характеристику условий обитания; провести ревизию систематического положения отдельных видов лошадей и их классификации; проследить общие закономерности эволюции антропогеновых эквид; еще раз поднять вопрос о происхождении домашней лошади и ее предке. Все, изложенное выше, подтверждает актуальность выбранного направления исследований.

Основная цель работы заключалась в изучении новых массовых палеонтологических материалов по вымершим лошадям при единой методике снятия промеров; в создании морфометрической характеристики видов; в ревизии системы и филогении вновь описанных форм. Для достижения поставленной цели необходимо было решить следующие задачи: 1) разработать более простую методику снятия промеров черепа, зубов и костей конечностей; 2) провести сравнительно-морфологическое изучение как вымерших, так и современных видов лошадей; 3) выяснить различия в размерах элементов скелета у самок и самцов; 4) проследить распространение видов во времени и пространстве; 5) создать морфологические характеристики подродов лошадей; 6) уточнить видовой состав подродов; 7) проанализировать филетические связи отдельных ветвей подсемейства Equinae.

Данная работа представляет собой монографическое описание вымерших и ныне живущих лошадей, обитавших в Северной Евразии от позднего плиоцена до современности. Она является логическим продолжением исследований В. И. Громовой, так как основана на описании и изучении нового богатого палеонтологического материала. В работе использована единая для вымерших и современных лошадей и более простая методика снятия промеров, изображенная в рисунках и основанная на классической методике Дюрста (1926). Особое внимание уделено выявлению различий в размерах черепов и костей конечностей самок и самцов, так как предшествующими исследователями половой диморфизм или не учитывался, или отвергался (Eisenmamm, 1979; Volf, 1995). Половой диморфизм необходимо учитывать при описании новых форм вымерших лошадей и применении этих данных в стратиграфии и синхронизации отложений.

Проведено сравнительно-морфологическое исследование лошадей подсемейства Equinae. Составлены характеристики подродов рода *Equus*. Даны фотографии верхних и нижних зубных рядов большинства изученных видов. Итоговые таблицы промеров черепов, зубов и костей конечностей отдельных видов могут служить для определения ископаемых остатков вымерших лошадей. Даны практические рекомендации по определению изолированных зубов (*P3/*, *P4/*, *M1/*, *M2/*) и фаланг передних и задних конечностей. Составлены монографические описания и получены новые данные по распространению *Equus latipes, E. uralensis, E. dalianensis, E. hemionus* и *E. hydruntinus*. Все это позволяет провести ревизию, уточнить систему и филогению лошадей подсемейства Equinae, что нашло свое отражение при составлении Каталога млекопитающих СССР. Впервые в отечественной литературе опубликована развернутая схема филетических отношений лошадей, с учетом расселения их на территории трех континентов. Автором описаны один новый подрод, два новых вида и два новых подвида лошадей для фауны нашей страны. Ревизия состава подродов лошадей позволила уточнить видовой и подвидовой ранг многих описанных ранее форм. Высказано новое предположение о предке домашней лошади.

Полученные результаты могут быть использованы широким кругом териологов и палеонтологов, а также в качестве учебного пособия при преподавании биологических дисциплин в вузах страны.

Приношу глубокую благодарность за постоянную поддержку и помощь в работе Н. К. Верещагину, И. М. Громову, Л. И. Хозацкому. Очень признательна зарубежным коллегам А. Аззароли, Р. Мусилу, В. Эйзенман за возможность творческих контактов. Благодарю Г. Ф. Барышникова, Б. Х. Батырова, А. И. Давида, П. А. Лазарева, М. В. Саблина и Н. Г. Смирнова за предоставленные палеонтологические материалы; О. Н. Бадера, А. Н. Рогачева и Н. Д. Праслова — за возможность работать в составе археологических экспедиций под их руководством; Г. А. Апановича за фотографирование, Г. Х. Нураеву за помощь в препаровке объектов исследования; А. О. Аверьянова и Т. А. Асанович — за помощь в оформлении рукописи монографии.

Глава 1. ИССЛЕДОВАННЫЙ МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА РАБОТЫ

Основой для написания данной работы послужили ископаемые остатки лошадей и скелеты современных животных, полученные как при археологических раскопках в Воронежской области, на Северном, Среднем и Южном Урале, в Северном Казахстане, в тундре Якутии, на Дальнем Востоке, так и хранящиеся в коллекциях Зоологического института РАН в Петербурге, в Зоомузее университета в Москве, Института зоологии АН Украины в Киеве, в Институте животноводства степных районов «Аскания-Нова», в краеведческом музее Симферополя, в Институте зоологии и физиологии АН Молдавии в Кишиневе, в Музее природы Петропавловска в Казахстане, в Институте геологии Якутского филиала СО РАН в Якутске. Всего было обследовано около 40 тыс. костей, из которых 6500 фрагментов черепов, зубов и костей конечностей измерено. Изучено также 88 черепов и 37 полных скелетов 13 видов лошадиных, относящихся к 4 подродам рода *Equus* (табл. 1). Десять видов лошадей подрода *Allohippus* описаны по литературе.

МЕТОДИКА РАБОТЫ

При обработке палеонтологических материалов большое внимание уделялось морфометрической характеристике изучаемых объектов, особенно, когда в руках исследователя накапливались серии одноименных остатков одного вида животного.

В данной работе принята методика взятия промеров, предложенная Дюрстом (Duerst, 1926) с уменьшением количества промеров. Она использовалась нами с 70-х годов (Кузьмина, 1971). В 1978 г. в Париже, на Международном информационном совещании по изучению лошадей, была принята схема измерений черепа и костей конечностей. Оказалось, что оба способа во многом совпадают. Привожу описание и способы взятия промеров, принятые мною в данной работе с учетом методик Громовой (1959, 1963), Попеско (Popesko, 1961), Прата (Prat, 1966), Дриш (Drisch, 1976), Эйзенман и др. (Eisenmann, 1986; Eisenmann, Alberdi et all, 1988).

Таблица 1

Использованные в работе материалы по лошадям рода *Equus*

Виды	Определено костей	Из них измерено			
		черепов	зубов	костей	скелетов
Подрод Аллогиппусы — Allohippus Kretzoi, 1938					
Лошадь Стенона — *E. stenonis* Cochi, 1867	47	–	25	22	–
Санменская лошадь — *E. sanmeniensis* Teilhard, Piveteau, 1930	55	1*	29	11	–
Зюссенборнская лошадь — *E. üessenbornensis* Wüst, 1901	21	–	–	21	–
Подрод Настоящие лошади — *Equus* Linnaeus, 1758					
Мосбахская лошадь — *E. mosbachensis* Reichenau, 1903	152	1*	8	136	–
Широкопалая лошадь — *E. latipes* Gromova, 1949	11217	4*	283	1419	–
Уральская лошадь — *E. uralensis* Kuzmina, 1975	1750	1	137	533	–
Ленская лошадь — *E. lenensis* Russanov, 1968	920	21	170	445	1**
Уссурийская лошадь — *E. dalianensis* Zhow, Sun, Xu, Li, 1985	500	2	143	49	–
Тарпан — *E. gmelini* Antonius, 1912	192	2	72	98	1
Древняя домашняя лошадь — *E. caballus* L., 1758	428	7	96	325	–
Лошадь Пржевальского — *E. przewalskii* Poljakov, 1881	–	22	240	176	11
Подрод Полуослы — *Hemionus* Stehlin et Graziosi, 1935					
Кулан, или джигитай — *E. hemionus* Pallas, 1775	4169	27	318	634	24
Подрод Настоящие ослы — *Asinus* Frisch, 1775					
Плейстоценовый осел — *E. hydruntinus* Regalia, 1907	19315	–	298	679	–
Итого:	38802	88	1819	4548	37

* Фрагмент черепа
** Неполный труп

Промеры черепа (рис. 1. 2)

1. Основная длина черепа. Измерялась, как обычно, от prosthion — середины между срединными резцами до basion — переднего края большого затылочного отверстия.

2. Длина твердого неба — от prosthion до ближайшего края вырезки хоан.

3. Длина верхнего зубного ряда. Включая резцы, измерялась от prosthion до заднего края альвеолы последнего верхнего коренного зуба.

4. Длина ряда верхних коренных зубов. Измерялась по коронкам.

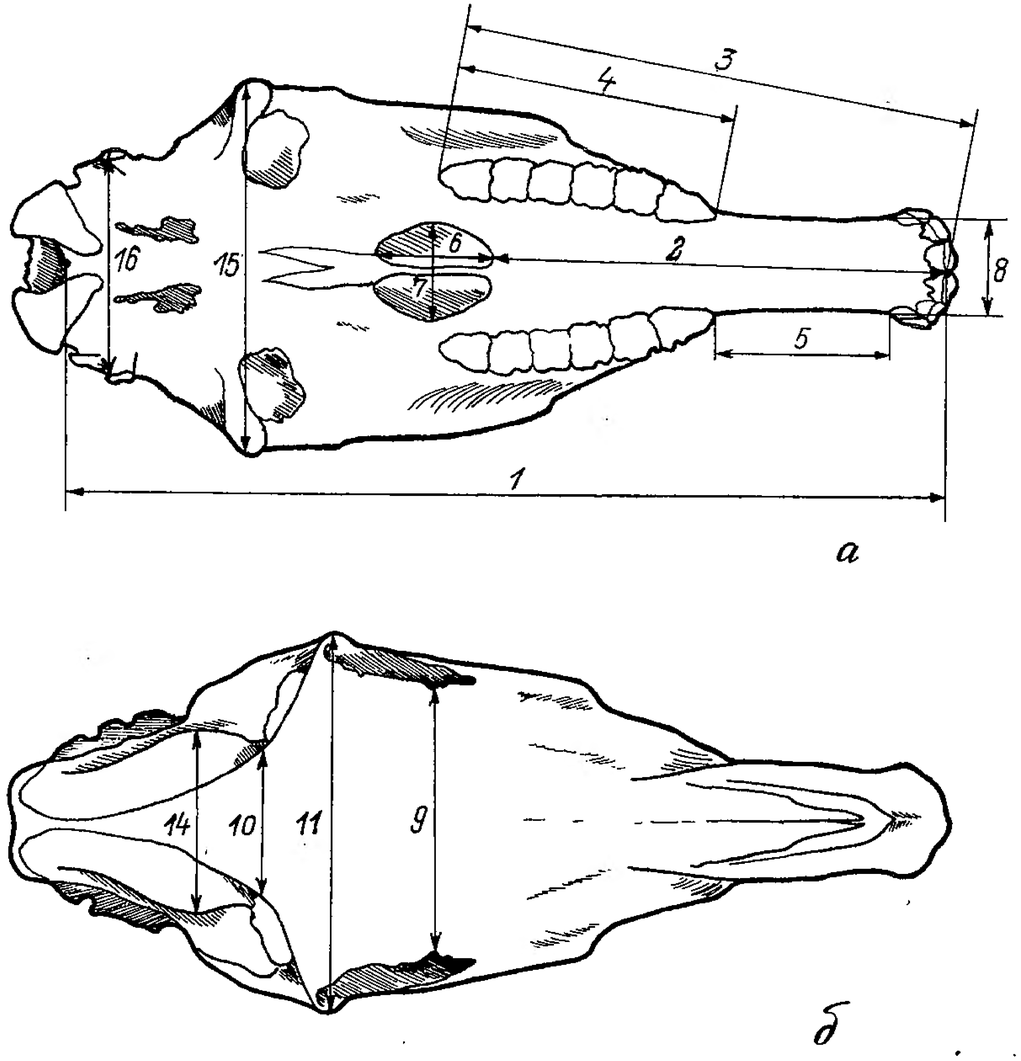


Рис. 1. Промеры черепа:
а — снизу, *б* — сверху. Пояснения в тексте.

5. Длина диастемы — между задним краем альвеолы резца и передним краем альвеолы *P*2/.

6. Длина хоан.

7. Измерение ширины хоан. Не вызывало затруднений.

8. Ширина в резцах. Бралась снаружи, по краю альвеол крайних резцов.

9. Межглазничная ширина — минимальное расстояние между глазницами.

10. Заглазничное сужение. Промер четко фиксировался в углублении между лобной и теменной костями.

11. Ширина в глазницах. Бралась по максимально выступающим задним краям глазниц.

12. Горизонтальный диаметр глазницы.

13. Вертикальный диаметр глазницы.

14. Ширина мозговой коробки. Измерялась по максимально выступающим округлым выпуклостям мозговой коробки.

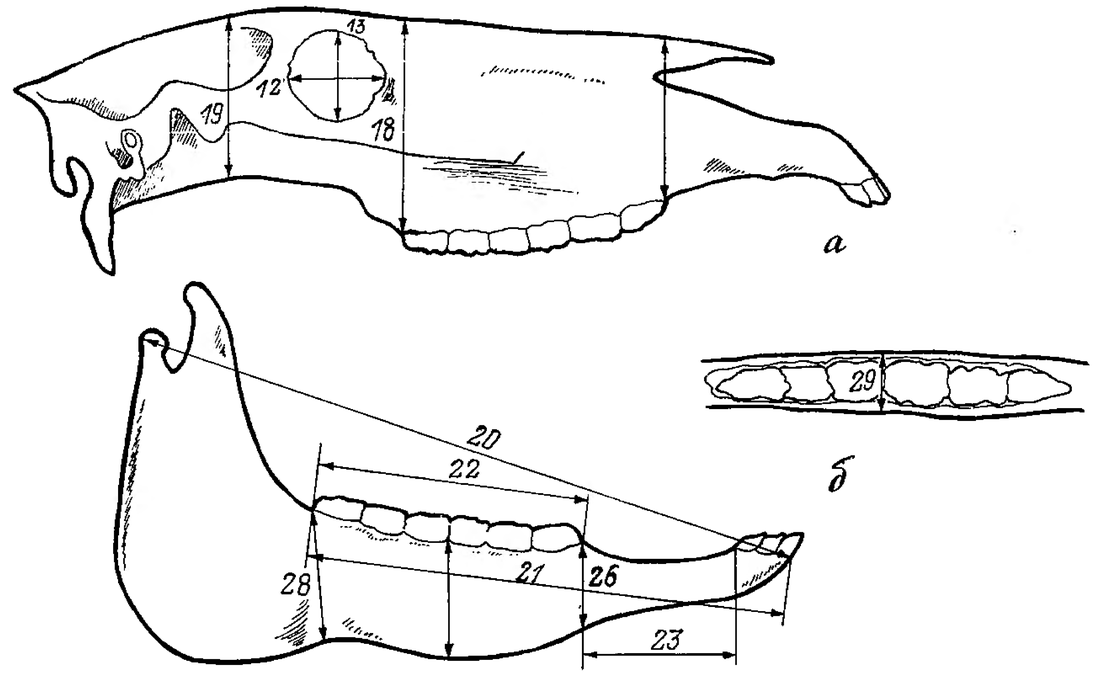


Рис. 2. Промеры:
а — черепа сбоку, *б* — нижней челюсти. Пояснения в тексте.

15. Ширина в сочленовых мыщелках. Измерялась со стороны дна черепа.

16. Ширина в слуховых трубках. Измерялась по крайним, наиболее выступающим краям слуховых трубок.

17. Высота черепа в области носовых костей. Измерялась от переднего края альвеолы *P*2/ вертикально вверх.

18. Высота черепа за последним коренным. Измерялась от задней поверхности *M*3/ вертикально вверх.

19. Высота черепа в основной части затылочной кости. Измерялась в месте ее соединения с клиновидной костью вертикально вверх.

Промеры нижней челюсти (см. рис. 2)

20. Длина нижней челюсти. Измерялась от переднего края в середине между альвеолами срединных резцов до задней поверхности сочленовного отростка.

21. Длина зубного ряда с резцами — от той же точки спереди, что и предыдущий промер, до задней стенки альвеолы *M*/3.

22. Длина ряда коренных. Измерялась по зубам в месте их выхода из стенок альвеол.

23. Длина диастемы. Измерялась между стенками альвеол крайнего резца и второго предкоренного.

24. Длина симфиза. Измерялась сверху, так как это позволяло лучше видеть край челюсти между срединными резцами.

25. Ширина в резцах.

26. Высота перед *P*/2. Измерялась от переднего края альвеолы вертикально вниз.

27. Высота между *P*/4 и *M*/1. Измерялась от возвышения края нижней челюсти между зубами вертикально вниз.

28. Высота за последним коренным. Измерялась от задней стенки *M*/3 не вертикально вниз, а немного наклонно вперед.

29. Толщина ветви между *P*/4 и *M*/1. Измерялась путем зажима ножками штангенциркуля нижней челюсти по всей высоте.

Промеры зубов (рис. 3, 4)

Верхний коренной зуб (рис. 3): I — длина зуба, II — ширина зуба, включая цемент. В последних работах палеонтологов, изучающих вымерших лошадей, вместо ширины зуба измерялась ширина жевательной поверхности зуба по складкам эмали, якобы для большей точности измерений. Одновременно с этим объединялись в одну группу зубы *P*3/ и *P*4/, *M*1/ и *M*2/, что, естественно, уменьшало точность измерений. III — длина протокона, высчитывалась также длина протокона в процентах относительно длины зуба.

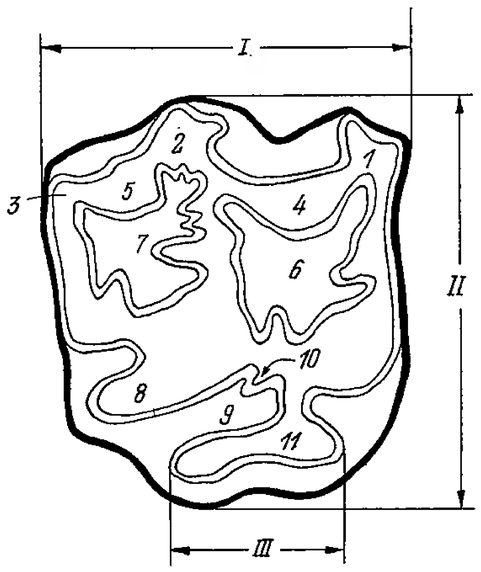


Рис. 3. Промеры и обозначения правого верхнего коренного зуба.
Пояснения в тексте

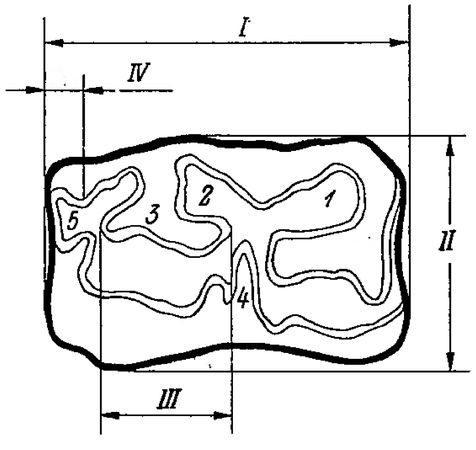


Рис. 4. Промеры и обозначения правого нижнего коренного зуба.
Пояснения в тексте

В строении правого верхнего коренного зуба можно отметить следующие элементы: *1* — парастиль; *2* — мезостиль; *3* — метастиль; *4* — паракон; *5* — метакон; *6* — передняя фасетка; *7* — задняя фасетка, которая, как и передняя, у Громовой (1949) названа «маркой»; *8* — гипокон; *9* — внутренняя долинка (термин, употребляемый только в работах отечественных авторов); *10* — шпора или кабаллоидная складочка = pli caballin в работах Рейхенау (Reichenau,1915), Бокони (Bökönyi, 1974), Пивто (Piveteau, 1958), Аззароли (Azzaroli, 1965), Мусила (Musil, 1969), Эйзенман (Eisenmann, 1980); *11* — протокон.

Нижний коренной зуб (рис. 4): I — длина зуба, II — ширина зуба, III — длина задней долинки или постфлексида; IV — длина талонида измерялась только на *M*/3. Правый нижний коренной зуб имел следующие элементы: *1* — метаконид, *2*— метастилид, вместе образующие двойную петлю; *3* — задняя долинка или постфлексид; *4* — наружная долинка; *5* — талонид.

Практические советы по определению изолированных зубов *P*3/ и *P*4/, *M*1/ и *M*2/, а также фаланг передних и задних конечностей даны в главе 3 при описании наиболее многочисленных ископаемых остатков широкопалой лошади.

Промеры костей конечностей (рис. 5, 6)

Передняя конечность. На лопатке — scapula — измерялись: *1* — длина через лопаточную ось; *2* — ширина через лопаточный бугор; *3* — длина суставной ямки; *4* — ширина суставной ямки. На плечевой кости — humerus — измерялись: *1* — длина от головки; *2* — ширина нижнего эпифиза; *3* — поперечник нижнего эпифиза. На лучевой кости — radius — измерялись: *1* — максимальная длина; *2* — ширина верхнего эпифиза; *3* — поперечник верхнего эпифиза; *4* — ширина диафиза; *5* — поперечник диафиза; *6* — ширина нижнего эпифиза; *7* — поперечник нижнего эпифиза. На локтевой кости — ulna — измерялись только длина (*1*) и ширина (*2*) локтевого отростка.

Задняя конечность. Длина бедренной кости — femur — измерялась от головки (*1*). Кроме того, учитывались размеры ширины (*2*) и поперечника нижнего эпифиза (*3*). На большой берцовой кости — tibia — измерялись: *1* — максимальная длина; *2* — ширина верхнего эпифиза; *3* — поперечник верхнего эпифиза; *4* — ширина диафиза; *5* — поперечник диафиза; *6* — ширина нижнего эпифиза; *7* — поперечник нижнего эпифиза. На таранной кости — astragalus — учитывались максимальная длина кости (*1*) и длина суставной поверхности (*2*); на пяточной кости — calcaneus — максимальная длина (*1*) и ширина суставной части (*2*). На метаподиях, пястной и плюсневых костях, измерялись: *1* — максимальная длина; *2* — ширина верхнего эпифиза; *3* — поперечник верхнего эпифиза; *4* — ширина диафиза; *5* — поперечник диафиза; *6* — ширина нижнего эпифиза; *7* — поперечник нижнего эпифиза. Фаланги передних и задних конечностей измерялись однотипно. Длина фаланги — phalanx — бралась по средней линии передней поверхности (*1*); измерялась также ширина верхнего эпифиза (*2*), ширина диафиза (*3*) и ширина нижнего эпифиза (*4*). При измерениях третьей фаланги учитывалась общая длина (*1*), длина (*2*) и ширина (*3*) суставной поверхности, а также максимальная ширина фаланги (*4*). Высчитывалась также площадь копытной фаланги и «башмака» (рогового чехла копыта) путем обведения контура на миллиметровой бумаге.

Рост животных определялся по методике Витта (1952), по длине основных костей конечностей (приложение, табл. 1).

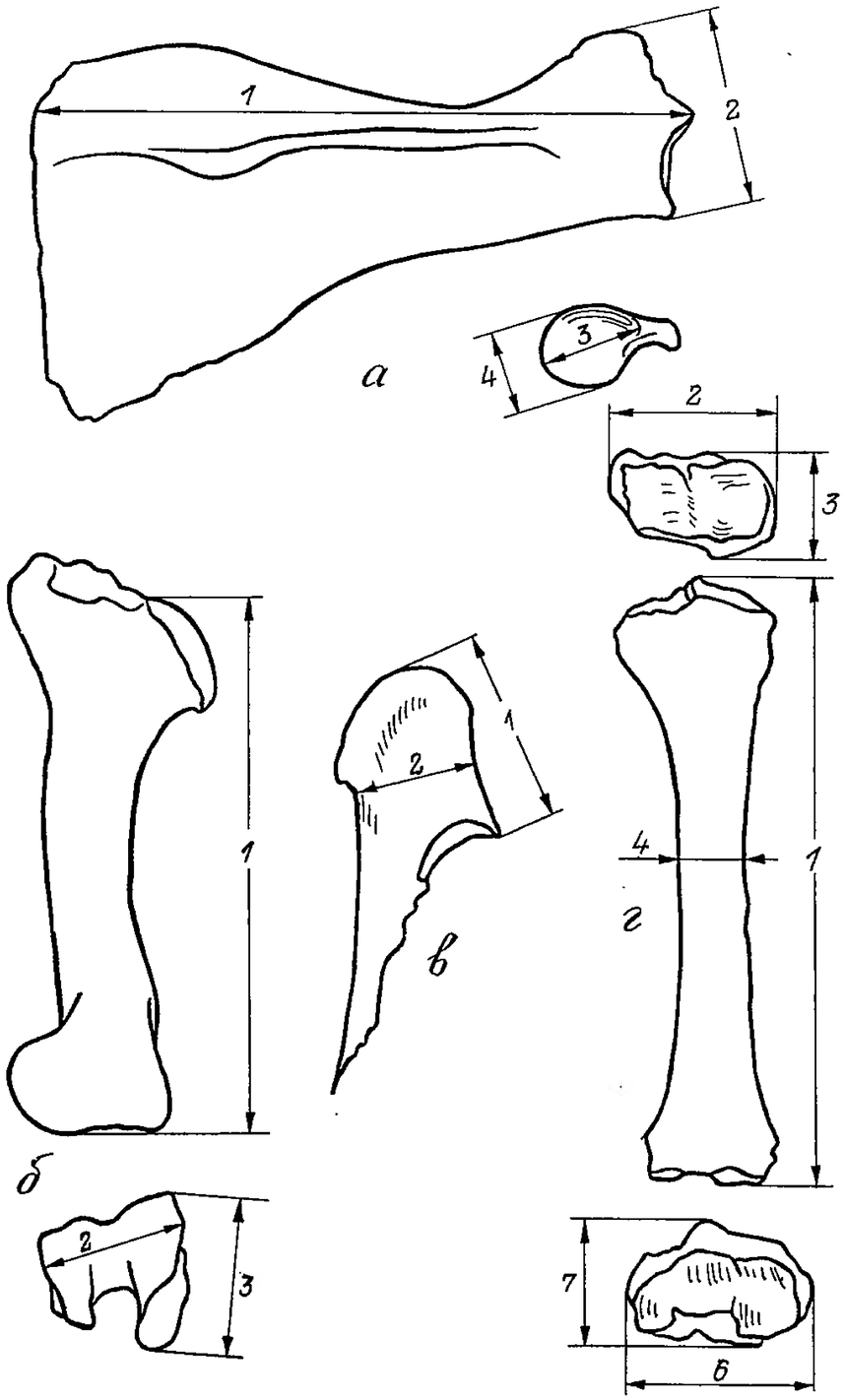


Рис. 5. Промеры правых костей передней конечности:
а — лопатка, *б* — плечевая, *в* — локтевая, *г* — лучевая. Пояснения в тексте.

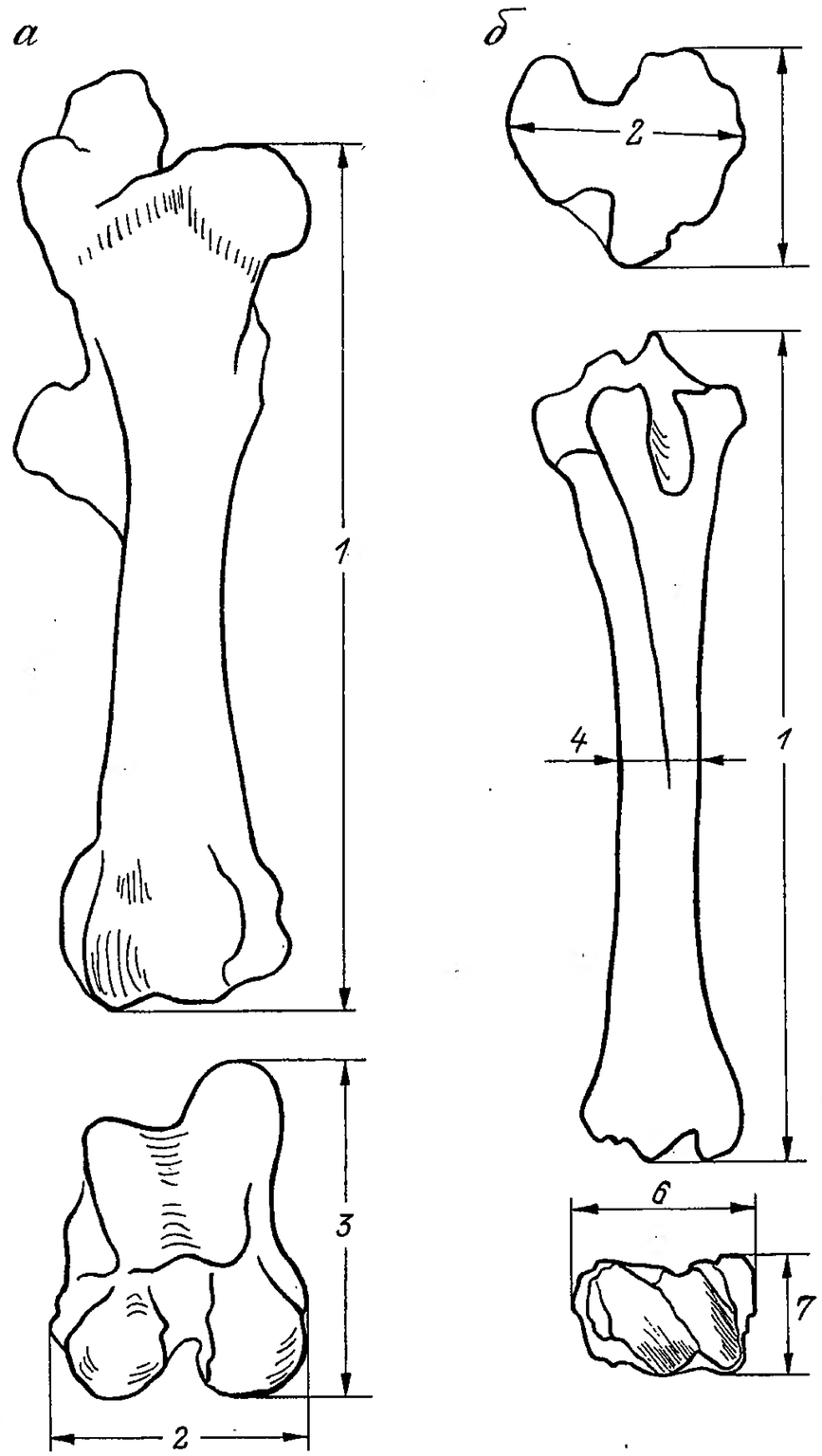


Рис. 6. Промеры правых костей задней конечности:
а — бедренная, *б* — большая берцовая. Пояснения в тексте

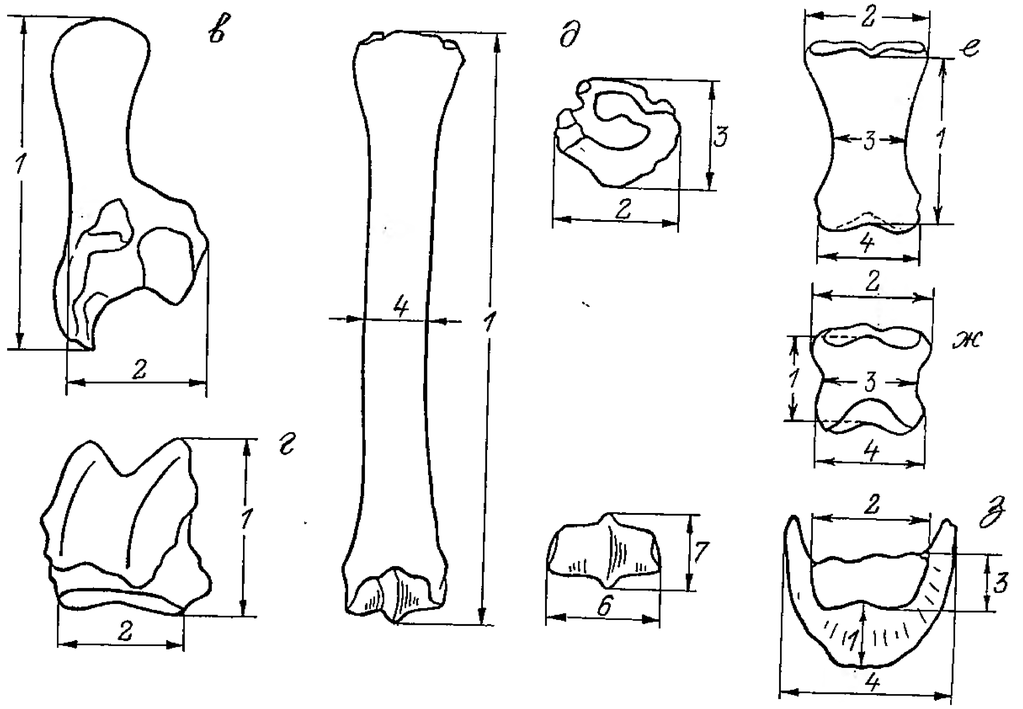


Рис. 6 (*продолжение*)

в — пяточная, *г* — тараниая, *д* — плюсневая, *е* — I фаланга, *ж* — II фаланга, *з* — III фаланга. Пояснения в тексте

Половой диморфизм изучался на костях взрослых животных. Считалось, что половой диморфизм проявляется обычно более четко в относительной ширине диафиза пястных и плюсневых костей (Бибикова, 1950; Цалкин, 1960, 1967). Удалось установить, что наиболее наглядно различия в размерах костей выявлялись при построении графиков, где на осях координат откладывались абсолютные величины промеров. В зависимости от наличия материала графики можно строить, соотнося длину и ширину кости или, еще лучше, ширину и поперечник одного из эпифизов. Для черепов можно использовать длину и скуловую ширину. Группа точек, характеризующая размеры самок, располагалась в левой нижней части графика, самцов — правее и выше. Между этими группами наблюдалось более или менее широкое пространство, не занятое точками. Построение графика и его наглядность выявлялись при исследовании не менее 10 экз. У видов с хорошо выраженным половым диморфизмом отличия выявлялись и при меньшей величине выборки. При больших выборках (80–100 экз.) график очень загружался, и интервал между группами точек самцов и самок сближался; тем не менее сомнительными могли быть не более 3–5 экз. В качестве проверки точности разделения выборки был подсчитан коэффициент достоверности различий. На разных фрагментах костей он колебался от 3 до 9.

Для проверки эта методика была опробована на крупных костях скелетов ныне живущих видов: лошади Пржевальского (1 самка и 2 самца), северного оленя (9 самок и 8 самцов), зубра (9 самок и 9 самцов), американского бизона (3 самки и 4 самца), волка (6 самок и 6 самцов), где пол был точно известен. Такие же графики были построены по черепам шерстистого носорога, фрагментам лопаточных костей мамонта, по большинству костей посткраниального скелета широкопалой лошади, бизона, северного оленя. Графики, построенные по ископаемым костным фрагментам и костям современных животных, однотипны. Это дает основание предложить новую методику определения пола животных по серии однотипных костных остатков (Кузьмина, 1982).

Глава 2. СТРУКТУРА ПОДСЕМЕЙСТВА EQUINAE И МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ АЛЛОГИППУСОВ

Семейство лошадиных Equidae Gray, 1821 включает подсемейства вымерших гиракотериев Hyracotheriinae Cope, 1881, обитавших в эоцене Европы и Северной Америки, но не найденных на территории нашей страны; анхитериев Anchitheriinae Osborn, 1910, обитавших в миоцене Евразии и Северной Америки; гиппарионов Merychippinae Simpson, 1959 из миоцена и плиоцена северного полушария и собственно лошадей Equinae Steinmann et Doderlein, 1890, известных от позднего плиоцена до современности в Евразии, Африке и Северной Америке до конца плейстоцена (Жегалло, 1978; Кузьмина, 1981). Иногда гиппарионы с собственно лошадьми рассматриваются вместе в подсемействе Equinae (Тлеубердина, 1982).

Предковым родом подсемейтва Equinae до недавнего времени считался плиоценовый североамериканский род *Pliohippus* Marsh, 1874, входивший в состав подсемейства Merychippinae. *Pliohippus* был несколько крупнее и тяжелее построен, чем современный ему гиппарион. Коренные зубы его были высококоронковыми, как у гиппариона, но сохраняли довольно простой рисунок складок эмали. Строение ног было прогрессивным, что выражалось в редукции метаподий. Часть видов, относимых к этому роду, еще сохраняла боковые пальцы; другие виды стали однопалыми, а от боковых пальцев остались лишь грифельные косточки. В 1955 г. часть видов рода *Pliohippus* была выделена Квином (Quinn, 1955) в род *Dinohippus*, который и рассматривается теперь как дальний предок рода *Equus*. Исходным считается *Dinohippus leidyanus* Osborn, 1918 из раннего плиоцена Небраски, обитавший около 5 млн. лет назад, что определено с помощью калий-аргонового метода. Самым древним из известных видов лошадей является *Equus simplicidens* Cope, 1892, из раннего бланкана Айдахо.

Подсемейство Equinae включает один род *Equus*, который распадается на подроды аллогиппусов *Allohippus* Kretzoi, 1938; настоящих лошадей *Equus* Linnaeus, 1758; настоящих ослов *Asinus* Frisch, 1775; полуослов *Hemionus* Stehlin et Graziosi, 1935; настоящих зебр *Hippotigris* Smith, 1841 и зебр Греви *Dolichohippus* Heller, 1923 (Groves, Willoughby, 1981).

Однако это не единственная точка зрения. Кретцой (Kretzoi, 1938) предлагал выделить лошадей, сходных с лошадью Стенона, в род *Allohippus*. Большинство отечественных палеонтологов рассматривают лошадей Стенона и близких к ним как подрод *Allohippus* (Громова, Дуброво, 1977; Алексеева, 1977; Кузьмина, 1981, 1986). Мусил (Musil, 1965) группировал европейских лошадей в 3 рода: *Allohippus, Hippotigris* (относя к нему *Equus süssenbornensis*) и *Equus*. Сторонниками расчленения обширного рода *Equus* была предпринята попытка выделить настоящих лошадей и зебр в самостоятельный род *Dinohippus* Quinn, 1955, а ослов и полуослов — в род *Astrohippus* Stirton, 1940. Тем не менее в новейших сводках это расчленение не поддерживается, и род *Equus* останавливается единым (Skinner, 1972; Dalquest, 1978).

В Северной Америке существовали различные виды лошадей, которых можно рассматривать как исходные для подродов ослов, полуослов, зебр, стеноновых и настоящих лошадей (Churcher, Richardson, 1978; Kurten, Anderson, 1980; Eisenmann, 1980, 1981; Azzaroli, 1982; Azzaroli, Voorhies, 1993).

В плиоцене произошло погружение Берингийской суши, что прекратило расселение млекопитающих (Петров, 1976). Далее лошади в Северной Америке и Евразии развивались параллельно (см. рис. 7). Лошади очень быстро (с геологической точки зрения), примерно за 100 тыс. лет, расселились по территории Азии, достигли Европы и проникли в Африку с северо-востока.

Одними из древних вселенцев были зебры подрода *Dolichohippus*, из которых к настоящему времени сохранилась только пустынная зебра Греви. История саванных и горных зебр подрода *Hippotigris* прослежена в Африке от позднего плиоцена до современности.

Самые древние ископаемые остатки лошадей подсемейства Equinae в Евразии известны из плиоценовых отложений на границе русциния и нижнего виллафранка. Однако вопрос о положении и возрасте нижней границы виллафранка, а, соответственно, и о его продолжительности остается одним из наиболее сложных и спорных вопросов стратиграфии континентальных отложений плиоцена. Изучение палеомагнитной характеристики костеносных слоев позволяет считать, что представители рода *Equus* появились в Европе древние 3,4 млн. лет (Samson, 1975; Певзнер, Вангенгейм, 1986), однако большинство исследователей считает, что вселение лошадей из Северной Америки в Евразию произошло через Берингию около 3 млн. лет назад (Lindsay et al., 1980).

ПОДРОД АЛЛОГИППУСЫ — *ALLOHIPPUS* KRETZOI, 1938

Древнейших лошадей, вселившихся в Евразию, относили к подроду *Allohippus*. Это были крупные и средние по размерам животные,

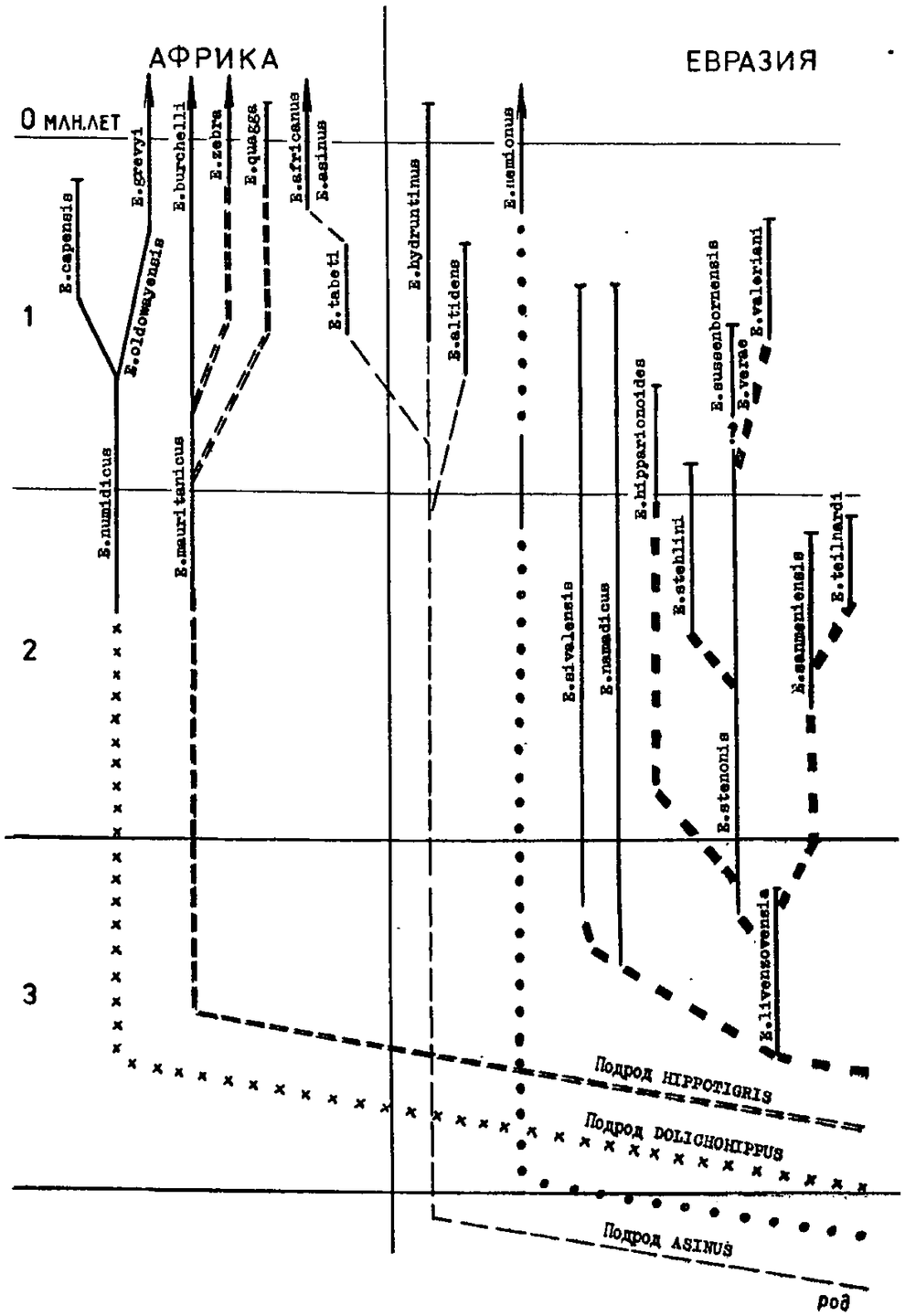
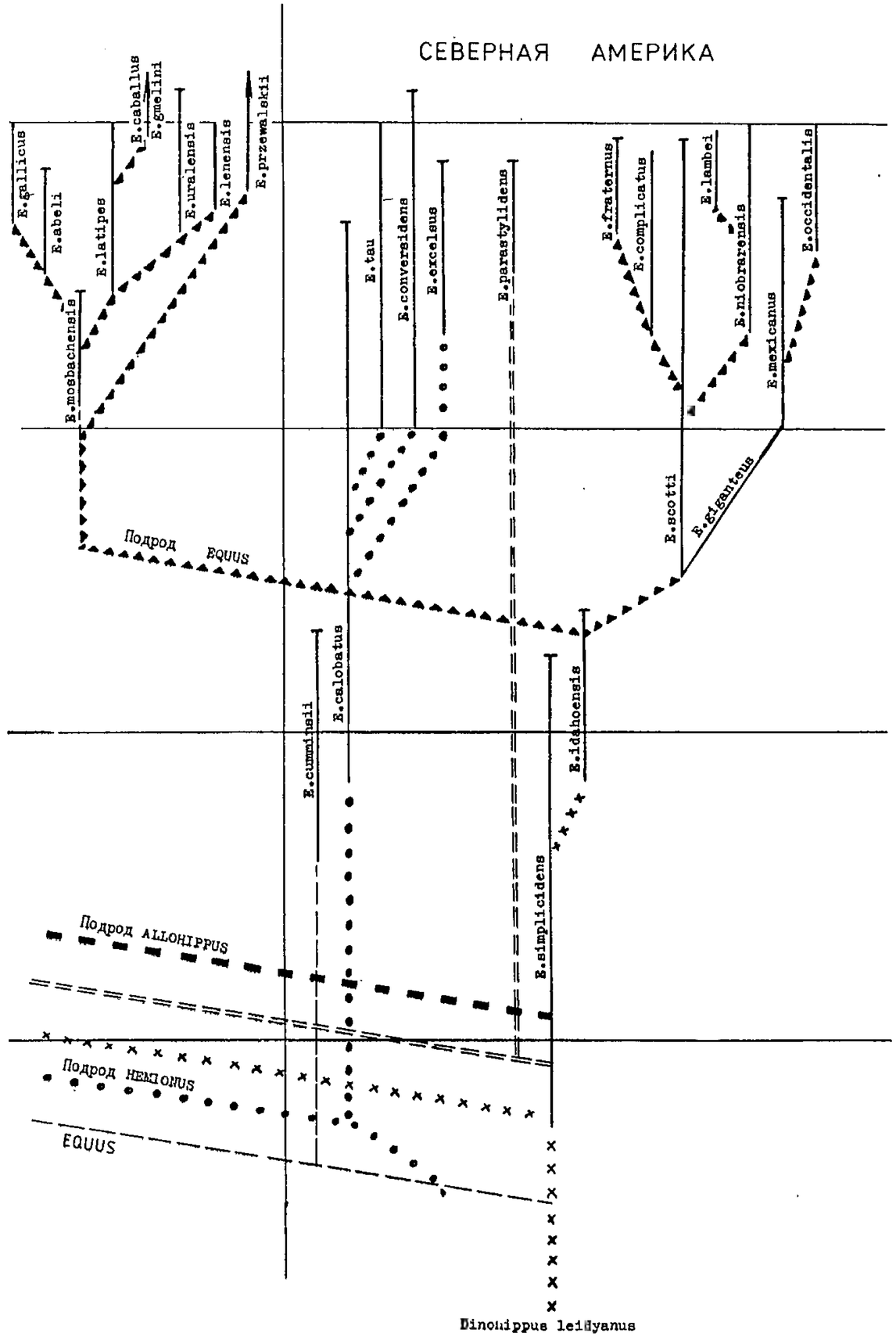


Рис. 7. Филогения лошадей



подсемейства Equinae.

принадлежавшие к 15–18 видам, которые обитали на протяжении плиоцена и начала плейстоцена главным образом в центральной и южной половине Евразии. Для лошадей подрола *Allohippus* были характерны верхние коренные зубы с сильно складчатой эмалью и относительно коротким протоконом; нижние зубы с наружной долинкой, глубоко проникающей в шейку двойной петли; кости конечностей были узкие, стройные и длинные. На территории нашей страны различные виды подрода *Allohippus* были распространены в позднем плиоцене и древнем плейстоцене в Молдавии, Крыму, Северном Причерноморье и Приазовье, на Кавказе, в Казахстане и Таджикистане, на юге Западной и Восточной Сибири, в бассейне Алдана и р. Большой Чукочьей (Шер, 1971; Алексеева, 1977; Вангенгейм, 1977; Байгушева, 1978, 1989; Дуброво, Капелист, 1979; Шарапов, 1975, 1980; Вангенгейм, Жегалло, 1980; Кожамкулова, 1981; Кожамкулова, Костенко, 1984; Габуния, Векуа, 1989; Форонова, 1990). Рассмотрим виды аллогиппусных лошадей, обитавших на территории нашей страны.

2.1. Ливенцовская лошадь — *Equus (Allohippus) livenzovensis* Bajgusheva, 1978 (*E. stenonis*: Gromova, 1949, с. 29, рис. 5–7).

Голотип — поврежденный череп № Л–4 из хапровских слоев (верхний плиоцен, акчагыл) Ливенцовского карьера, правый берег Мертвого Донца (рукав дельты Дона) у г. Ростова-на-Дону, Россия; находится в Ростовском краеведческом музее.

Ископаемые остатки крупной лошади из плиоценовых отложений Приазовья были описаны первоначально Громовой (1949) и отнесены к виду *E. stenonis*. Позже Байгушева (1971), изучая териофауну из Ливенцовского карьера в северо-восточном Приазовье, пришла к выводу, что остатки этой лошади следует отнести к виду *E. cf. bressanus*. В 1978 г. после более тщательного исследования обработки серийных материалов и обобщения описания Вирэ (Viret, 1954), Аззароли (Azzaroli, 1965), Де Джули (De Giuli, 1972) Байгушева выделила новый вид *E. livenzovensis* Bajguscheva, 1978.

Краткий диагноз. Высота в холке — 1 м 75 см. Основная длина черепа, рассчитанная по нижней челюсти, — 612 мм. Кондилобазальная длина черепа — 642 мм. Небо вогнутое, ширина лба у заднего края глазниц — 220 мм; слуховой канал высокий и прямой, в 2 раза превышает длину крайнего резца. Длина ряда верхних коренных зубов — 207 мм. Эмаль верхних коренных зубов сильно складчатая. Длина жевательной поверхности верхних зубов в среднем на *P*2/ — 44.7 мм; на *P*3/ — 33.5 мм; на *P*4/ — 33.2 мм; на *M*1/ — 28.4 мм; на *M*2/ — 29.0 мм; на *M*3/ — 30.6 мм. Протокон короткий. Относительная длина протокона к длине зуба на *P*3,4/ составляет по $n = 29$ от 33.2–37.6% на нестертых зубах, на *M*1,2/ по $n = 32$ 38.5–39.7%. Форма протокона разнообразна, от округлого до узконосого «сапожка». Протокон всегда имеет четкое углубление на

внутренней стенке. Сохраняется альвеола рудиментарного *P*1/ (Байгушева, 1989).

Длина нижнего ряда коренных зубов — 197–219.6 мм, в среднем — 206.9 мм. На нижних коренных зубах отмечено глубокое проникновение наружной долинки, что приводит к выпячиванию места схождения метаконида и метастилида. Размеры никоторых костей конечностей: длина плечевой кости от головки по $n = 5$, 300–331 мм, среднее 310.8 мм; длина лучевой кости по $n = 6$, 366–385 мм, среднее 377 мм; ширина диафиза лучевой кости по $n = 10$, 41.4–48 мм, среднее 44.8 мм; длина пястной кости по $n = 22$, 256.2–300 мм, среднее 272.1 мм; длина бедренной кости по $n = 4$, 408–462 мм, среднее 428.5 мм; длина большой берцовой кости по $n = 8$, 385–462 мм, среднее 415.6 мм; длина таранной кости по $n = 15$, 64–81.8 мм, среднее 70.4 мм; длина пяточной кости по $n = 3$, 127–137 мм, среднее 133 мм; длина плюсневой кости по $n = 23$, 287–331 мм, среднее 309.6 мм (Байгушева, 1978; 1989).

Подробное изучение лошадей Стенона в Западной и Восточной Европе позволило Аззароли (Azzaroli, 1982) признать ливенцовскую лошадь самостоятельным и самым древним видом из подрода аллогиппусных лошадей на территории Евразии.

Относительно недавно из древнеплейстоценовых (раннеэоплейстоценовых) отложений Кузнецкой котловины были описаны остатки *Equus singularis* Foronova, 1990. Хотя размеры отдельных экземпляров зубов несколько превышают величину зубов *E. livenzovensis*, относительная длина протокона находилась в тех же пределах или даже меньше, чем у ливенцовской лошади. Систематическое положение этого вида будет рассмотрено в главе 4.

2.2. Лошадь Стенона — *Equus (Allohippus) stenonis* Cocchi, 1867 (*E. robustus*: Pomel, 1897, том 11, с. 17; *E. major*: Boule, 1900, том 21, № 5, с. 54; *E. bressanus*: Viret, 1954, с. 150).

Голотип (поздний плиоцен, Олмо, близ Арезо, Италия) в коллекциях музея геологии и палеонтологии университета во Флоренции, череп IGF 560.

Остатки лошадей Стенона немногочисленны, и после выделения вида *E. livenzovensis* Bajgusheva трудно провести разграничения в распространении и морфологических особенностях этих видов.

Наиболее древние остатки лошади Стенона известны в составе молдавского териокомплекса на Северном Кавказе в Косякином карьере (Верещагин, 1959; Габуния, 1961); в Пиленей-Молдован, Этулии в Молдавии (Пидопличко, 1954; Алексеева ,1966). Стенонова лошадь обитала в позднем плиоцене и в раннем плейстоцене, в составе хапровского и таманского териокомплексов в Молдавии, на юге Украины, в Харьковской, Одесской, Запорожской, Херсонской и Крымской областях, в Предкавказье и Закавказье (Авакян, 1962; Алексеева, 1961, 1966, 1967, 1977; Пидопличко, Топачевский, 1962;

Короткевич, 1966; Давид, Шушпанов, 1972; Дуброво, Капелист, 1979; Свистун, 1979; Габуния, Векуа, 1989; Кузьмина, Саблин, 1991).

Для зубов лошади Стенона характерен ряд примитивных признаков: на верхних зубах короткий протокон, обычно меньше 40% длины зуба; внутренняя стенка протокона вогнута или прямая; мезостиль заостренный, слабо расширяющийся книзу. Протолоф и металоф скошены по отношению к продольной оси зуба, в связи с чем гипокон расположен значительно выше протокона (Azzaroli, 1965; Громова, Дуброво, 1971).

Для нижних постоянных зубов характерна *v*-образная выемка двойной петли, метаконид более крупный, овально-удлиненный, метастилид с приостренным внутренним углом. Наружная долинка на предкоренных мелкая, почти без шпоры, не входит в шейку двойной петли, на коренных — узкая, длинная, глубоко вдающаяся в шейку двойной петли (табл. 2; рис. 8, *вклейка*). Их длина соответственно 31 мм и 32 мм, ширина 18 мм и 17 мм. Длина двойной петли 18 мм и 17.4 мм. Еще на одном фрагменте *P*/3 она равнялась 16.5 мм. Длина задней долинки (постфлексида) — 15.3 мм и 13.2 мм, что составляло 49.4% и 41.2% длины зуба соответственно. Размеры аналогичных зубов нижней челюсти, найденной у хутора Черевичного на левом берегу Хаджибейского лимана Черного моря, были несколько крупнее, что связано, вероятно, с меньшей стертостью коронки. Они были следующие: *P*/3 — длина 33.5, ширина 21.5 мм; *P*/4 — длина 34 мм, ширина 21 мм (Свистун, 1979). Длина одного из нижних зубов (видимо, *P*/3) из отложений Текесской впадины у Адыргана (юго-восточный Казахстан, северный Тянь-Шань) была 32 мм, ширина 22 мм.

Таблица 2

Сравнение размеров верхних коренных зубов лошади Стенона *Equus stenonis* из Закавказья и северного Тянь-Шаня

Промеры, мм	M^1		M^2		M^3	
	Закавказье, пос. Пойлу	Тянь-Шань, Адырган*	Закавказье, пос. Пойлу	Тянь-Шань, Адырган	Закавказье, пос. Пойлу	Тянь-Шань, Адырган
Длина	28.0	27.0	26.0	28.5	33.0	26.0
Ширина	29.2	30.2	28.0	27.8	24.0	22.0
Длина протокона	9.8	9.0	10.0	9.4	10.0	10.8
Относит. длина протокона, %	35.0	33.3	38.5	32.8	30.3	41.3

* По данным Тлеубердиной (1982).

Размеры костей дистальных отделов конечностей лошади Стенона из отложений возле пос. Пойлу в Азербайджане приведены в табл. 3, сами кости изображены на рис. 8, 9, *вклейка*. Для пястной кости характерны скошенность проксимальной поверхности как для

сочленения с 4 запястной костью латерально, так и для сочленения с 3 запястной костью медиально Ширина в надсуставных валиках у одного экземпляра больше, а у другого меньше, чем в суставе. Обращает на себя внимание латеральная скошенность гребня нижнего суставного валика, в результате чего при движении животного сгибание в путовом суставе передней конечности происходило не в сагиттальной плоскости, а отводило дистальный отдел конечности в сторону.

Таблица 3

Размеры костей конечностей лошади Стенона *Equus stenonis* из Закавказья, пос. Пойлу

Кость	Промеры, мм	
Пястная Metacarpale	Длина кости	218.0
	Ширина верхнего эпифиза	50.0
	Поперечник верхнего эпифиза	31.5
	Ширина диафиза	32.2
	Ширина в суставных валиках	43.8; 41.0
	Ширина нижнего эпифиза в суставе	43.2; 42.2
Фаланга II передняя Phalanx II, ant.	Длина по переднему краю	33.3
	Ширина верхнего эпифиза	48.5
	Ширина диафиза	41.3
	Ширина нижнего эпифиза	45.0
Таранная Astragalus	Длина кости	56.0; 59.0
	Ширина нижнего эпифиза	46.0; 49.8
Плюсневая Metatarsale	Длина кости	265.0
	Ширина верхнего эпифиза	47.0
	Поперечник верхнего эпифиза	39.8
	Ширина диафиза	31.0
	Ширина в суставных валиках (среднее по 4 экз.)	44.5
	Ширина нижнего эпифиза в суставе (среднее по 4 экз.)	43.5

Анализ движений передних и задних конечностей у различных представителей отряда непарнокопытных показал, что «у лошадей по сравнению с тапирами сокращается размах движения в суставах» как в передних, так и в задних конечностях (Гамбарян, 1972, с. 93), поэтому увеличение размаха движения в суставах передней конечности лошади Стенона по сравнению с кабаллоидными лошадьми и куланами может рассматриваться как архаичный признак.

Две таранных кости были относительно стройными и узкими. Ширина нижней суставной поверхности составляла 82–84% длины кости, что характерно для лошадей Стенона (Громова, 1949). Плюсневая кость отличалась стройностью. Ширина дистального отдела кости в надсуставных валиках была шире, чем в суставе у всех исследуемых экземпляров. Гребень нижнего суставного валика был не-

сколько смещен латерально. Сгибание дистального отдела конечности происходило в сагиттальной плоскости.

Для уточнения систематического положения остатков лошади из местонахождения возле пос. Пойлу в Закавказье было проведено сравнение размеров и пропорций метаподий лошади Стенона из различных местонахождений Европы и Азии. Оно показало, что по абсолютным размерам и относительной стройности описываемые здесь метаподии лошади Стенона более всего сходы с *E. s. senezensis* из местонахождения Сенез (Франция) из отложений, датируемых концом верхнего виллафранка (табл. 4).

Немногочисленные палеонтологические остатки лошади Стенона, описанные Габуния и Векуа (1989), подтверждают существование этого вида в Восточной и Южной Грузии в конце среднего и начале позднего виллафранка.

Остатки лошадей, сходных со Стеноновыми, были обнаружены на территории Казахстана в антропогенных отложениях (Бажанов, Костенко, 1962; Кожамкулова, 1969, 1977; Кожамкулова, Савинов, 1984; Коченов, Кожамкулова, 1988). Наиболее аргументированным было описание фрагментов черепа и посткраниального скелета лошади Стенона из среднеплиоценовых отложений Текесской впадины северного Тянь-Шаня на юго-востоке Казахстана (Глеубердина, 1982). На черепе из Адыргана с обломанными затылочной и носовой частями были измерены длина ряда предкоренных — 98 мм; длина ряда коренных — 96.5 мм; высота позади *M3/* — 135.6 мм; высота впереди *P2/* — 75.5 мм. Размеры верхних коренных зубов были следующие: *P3/* — длина коронки 33 мм, ширина коронки 28 мм, длина протокона 10 мм, относительная длина протокона 30.3%; *P4/* — соответственно 28.5 мм, 28.8 мм, 10.2 мм, 37.5%; *M1/* — 27 мм, 30.2 мм, 9 мм, 33.3%; *M2/* — 28.5 мм, 27.8 мм, 9.35 мм, 32.8%; *M3/* — 26 мм .22 мм, 10.8 мм, 41.3%. Длина одного из нижних зубов (видимо, *P3/*) была 32 мм, ширина 22 мм. На передней конечности измерена пястная кость. Она имела в длину 244 мм, ширина ее нижнего конца в надсуставных валиках — 50 мм, а в суставе — 47.5 мм. Сохранились также дистальные концы большой берцовой кости. Их ширина была 76.3 мм и 84.4 мм; поперечники этих фрагментов были соответственно 45.8 мм и 52.5 мм. Длина таранной кости — 63.6 мм при ширине 69.5 мм; длина пяточной кости — 129.5 мм. Длина двух плюсневых костей была 273 и 293 мм, ширина верхнего эпифиза — 47.3 мм и 57 мм, ширина диафиза — 37.5 и 39.2 мм; ширина нижнего конца в надсуставных буграх — 47 мм и 53.9 мм, а в суставе у более крупного экземпляра — 52 мм.

По сравнению с костями типичной крупной лошади Стенона из Италии, описанной Де Джули (De Giuli, 1972) и из Франции Пратом (Prat, 1980), остатки из Адыргана были несколько крупнее, особенно пяточные и плюсневые кости. Величина и пропорции единичных зубов казахстанской лошади приближаются к таковым *E. stenonis vireti*

Таблица 4

Сравнение размеров и пропорций метаподий лошади Стенона *Equus stenonis* в Евразии

Кость	Промеры, мм	*E. s. vireti* Сен-Валье, средний виллафранк		*E. s. senezensis* Сенез, верхний виллафраик, «б»		Пос. Пойлу, верхний виллафранк	*E. s. stenonis* Оливола, Матассино, верхний виллафранк, «а»		*E. s. bactrianus* Куруксай, средний виллафранк (Вангенгейм и др., 1988)	
		lim	*M*	lim	*M*	*M*	lim	*M*	lim	*M*
Mtc	Длина	224–242	233	215–234	221	218	232–256	243	238–255	244
	Ширина диафиза	35–42	38	31–36	33	32.2	34–40	37	–	–
	Относит. ширина диафиза, %	15.1–17.7	16.4	14.4–16.0	14.9	14.8	14.1–16.5	15.3	–	15.7
Mtt	Длина	252–278	265	241–270	252	265	269–293	281	252–300	274
	Ширина диафиза	31–40	37	29–38	33	31	30–40	36	–	–
	Относит. ширина диафиза, %	11.9–15.7	14.1	11.9–14.3	13.3	11.7	11.1–14.5	12.8	–	14.1

на основании промеров, приведенных Эйзенман (Eisenmann, 1980, 1981).

Остатки новой позднеплейстоценовой лошади из Арктогоя в бассейне р. Чарын (юго-восточный Казахстан) принадлежали мелким животным высотой в холке 146.5–147.4 см. Коченов и Кожамкулова (1988) считали, что эта лошадь больше всего похожа на *E. stenonis*, хотя протокон верхних коренных зубов ее был длиннее, чем у лошади Стенона. На *M*1/–*M*3/ относительная длина протокона составляла 42, 41, 46% соответственно. Гипостиль на *M*3/ имел замкнутый островок эмали. Сравнивая морфологические особенности плиоценовых лошадей из Арктогоя, Текесской впадины и Куруксая, авторы пришли к выводу, что лошадь Стенона в Азии была представлена более мелкой формой по сравнению с европейской.

В Западной Сибири, в Павлодарском и Семипалатинском Прииртышье, на правом берегу Иртыша у пос. Лебяжье и Подпуск, в отложениях, датируемых древним плейстоценом (эоплейстоценом), найдены остатки *E. (Allohippus) ex. gr. stenonis* (Вангенгейм, 1977).

2.3. Сиваликская лошадь — *Equus (Allohippus) sivalensis* Falconer et Cautley, 1849 (*Hemionus sivalensis*: Trumler, 1961, с. 123; *E. (Hippotigris) pamirensis* Sharapov, 1986, с. 81).

Лектотип (череп) в коллекции Британского музея естественной истории, Лондон Англия № 16160 (Стиваликские холмы, Salt Range).

Изучая неогеновые алевриты куруксайской свиты южного Таджикистана, Шарапов отнес ископаемые остатки лошади из этих отложений сначала к *E. cf. stenonis* (1972), а затем к виду *E. aff. sivalensis* (1975). Он считал, что куруксайская лошадь была рослой, с высотой в холке 154–157 см. Относительная длина протокона на верхних предкоренных и первом коренном зубах была ниже 40%. На *M*2/ и *M*3/ она составляла 43.3–50%. Подробно сравнивая строение жевательной поверхности зубов и размеры костей конечностей, он находил у куруксайской лошади много сходства с видами лошадей подрода *Allohippus*.

Вангенгейм и Жегалло (1980), одновременно изучая остатки лошадей из местонахождений Куруксай и Лахути, пришли к выводу, что куруксайская лошадь ближе к *E. stenonis*, чем к *E. sivalensis*, и может быть рассмотрена как подвид *E. stenonis*.

При составлении Каталога млекопитающих, обитавших на территории СССР от плиоцена до современности, лошадь южного Таджикистана была включена в него как *E. (Allohippus) sivalensis* (Кузьмина, 1981).

В 1986 г., составив монографическое описание Куруксайского комплекса древнеплейстоценовых млекопитающих Афгано-Таджикской депрессии, Шарапов заново изучил остатки крупной лошади и отнес ее к самостоятельному виду *E. pamirensis* Sharapov, 1986. Он привел подробные таблицы промеров зубов верхней и нижней челюсти, костей конечностей, сравнил их размеры и пропорции с

аналогичными величинами 3 видов *E. stenonis*, с *E. sanmeniensis* и *E. sivalensis*, указал в описании признаки, характерные для плиоценовых лошадей подрода *Allohippus*. В качестве отличительных признаков им названы несколько удлиненный протокон на верхних коренных зубах, замкнутый островок эмали на гипостиле на *M*3/; неглубокое вхождение наружной долинки в шейку двойной петли на нижних коренных зубах. В заключение он неожиданно отнес *E. pamirensisi* к подроду *Hippotigris*.

Также много споров вызвала находка нижней челюсти древней лошади у с. Каиры Горностаевского района Херсонской области (Пидопличко, 1954). Отличительной чертой зубов этой челюсти было то, что наружная долинка относительно неглубоко входила в шейку двойной петли. Это позволило Топачевскому (1959) отнести ее к *E. sivalensis*. Алексеева (1977) более осторожно отнесла ее к *E. aff. sivalensis*. Дуброво и Капелист (1979) включили ее в Каталог местонахождений третичных позвоночных УССР как *E. stenonis* (?), *E. sivalensis*. Кузьмина (1981) на основе описания и рисунка предположительно отнесла ее к *E. süssenbornensis*. Таким образом, границы распространения позднеплиоценовой сиваликской лошади на территории нашей страны изучены еще недостаточно. В дальнейшем размеры костей сиваликской лошади взяты из работы Громовой (1949).

2.4. Санменская лошадь — *Equus (Allohippus) sanmeniensis* Teilhard, Piveteau, 1930.

Голотип (череп и нижняя челюсть) из позднего плиоцена Нихэвань в долине Санганьхэ, Шанси, Восточный Китай в Национальном Музее естественной истории в Париже, Франция (NIH 022).

Ископаемые остатки этой лошади известны из отложений раннего плейстоцена Казахстана, из предгорий Каратау, и из Восточной Сибири: на Алдане, ниже устья р. Танды, у горы Тологой, на левом берегу Селенги в Забайкалье и, возможно, на р. Ангаре у с. Кежмы и у Нижне-Суворова (Бибикова и др., 1953; Вангенгейм, 1957, 1960, 1961, 1966, 1977; Кожамкулова, Коченов, 1986). Громова (1949) составила описание *E. sanmeniensis* на основе работ Тейярда и Пивто (Tielhard, Piveteau, 1930) и Зданского (Zdansky, 1935).

В коллекциях Зоологического института хранятся остатки лошади из Тологоя, собранные А. П. Окладниковым в 1951 г. и Л. П. Иваньевым в 1954 г. В работе Верещагина, Иваньева и Кузнецова (1960) приведена фотография верхних коренных зубов, но она нечеткая и мелкого масштаба. Описания фрагментов черепа и костей конечностей сделано не было. Привожу эти данные. Длина верхнего зубного ряда у санменской лошади (колл. 26541, ЗИН РАН) — 189 мм, длина ряда предкоренных — 102 мм, ряда коренных — 86 мм. «Волчьего» зуба обнаружено не было. Относительная длина протокона постепенно удлинялась от 41.6% на *P*3/ до 50.7% на *M*3/. Наружная стенка протокона вогнута внутрь на всех зубах, кроме *M*3/, на котором про-

токон ровный, вытянутый (рис. 10, *вклейка*). У очень старой особи, с сильно стертыми зубами, протокон состоял из двух округлых лопастей. На *M3*/ позади задней марки расположен замкнутый островок эмали. Глубокого желоба на задней стенке *M3*/ нет: видимо, эта особенность встречается не на всех зубах. Складчатость эмали слабая.

На двух целых правых ветвях нижней челюсти и фрагментах других удалось сделать следующие промеры: длина нижнего зубного ряда *P*/2–*M*/3 — 163, 195 и 197 мм; длина ряда предкоренных зубов *P2*/–*P4*/ — 79.3 и 96.5 мм; длина ряда коренных зубов *M1*/–*M*/3 — 75, 94.2 и 94 мм; ширина в резцах — 63 мм; длина диастемы до резцов — 96 мм; высота челюсти перед P/2 — 55 мм; высота за *M*/3 — 104 мм; высота в сочленовном отростке — 244 мм; толщина ветви между *P*/4 и *M*/1 — 26.5 и 26.8 мм. Размеры отдельных зубов и костей конечностей представлены в табл. 5 и 6. Величины зубов верхней и нижней челюстей тологойской лошади почти всегда укладывались в пределы, указанные первыми исследователями. Исключение составляли три последних коренных *M*/3, которые были крупнее на 4–10 мм, причем замечено, что на зубе с коротким постфлексидом талонид был сильно развит и наоборот, — на зубах с длинным постфлексидом талонид был укорочен. Наружная долинка проникла глубоко в шейку двойной петли.

Первая находка лошади, близкой к санменской, в Казахстане описана по полному верхнечелюстному ряду (Кожамкулова, Коченов, 1986). Длина всего зубного ряда у альвеол — 177 мм, длина ряда предкоренных — 93.2 мм, ряда коренных — 77.5 мм. Длина и ширина *P2*/ — 37 и 25 мм; *P3*/ — 28 и 30 мм соответственно, длина протокона — 10.5 мм, что составляет 38% длины зуба; *P4*/ — длина 28.7 мм, ширина 30.0 мм, длина протокона 12.5 мм, относительная длина протокона 44%; *M1*/ — длина 25.5 мм, ширина 29.5м, длина протокона 10.9 мм, индекс протокона 43%; *M2*/ — длина 25 мм, ширина 29 мм, длина протокона 12.5 мм, что составляет 50% длины зуба; *M3*/ — длина 29 мм. Таким образом, пропорции зубов санменской лошади из Казахстана и Тологоя имели незначительные различия в пределах индивидуальной или географической изменчивости.

У лошадей, сходных с *E. sanmeniensis*, из Кузнецкой котловины (Форонова, 1990) некоторые верхние и нижние зубы более крупные, однако абсолютная и относительная длина протокона и постфлексида укладывается в пределы размеров, указанных в данной работе.

Размеры костей конечностей соответствовали данным, приведенным то у одного, то у другого автора. Исключение составляла плюсневая кость, длина которой превышала все указанные величины, а ширина диафиза, напротив, была наименьшей и составляла 11.4% длины кости. Размеры таранной кости санменской лошади с Алдана, описанные Вангенгейм (1961), были крупнее тологойской на 2–6 мм в отдельных промерах. Для санменской лошади остаются характерными крупные размеры, относительно длинный протокон и тонкие,

Таблица 5

Размеры постоянных зубов верхней и нижней челюсти санменской лошади *Equus sanmeniensis* из Тологоя

Промеры, мм	P^2	P^3	P^4	M^1	M^2	M^3
Длина	39.4	32.0	30.5	27.0	28.6	29.6
Ширина	27.0	29.0	32.0	29.5	30.5	27.8
Длина протокона	8.5	13.3	14.2	13.4	14.5	15.0
Относит. длина протокона, %	21.6	41.6	46.6	49.6	50.7	50.7

Промеры, мм	P_2 (n = 3)		P_3 (n = 3)		P_4 (n =4)	
	lim	$M \pm m$	lim	$M \pm m$	lim	$M \pm m$
Длина	30.0–35.5	34.5±2.36	25.5–31.5	29.2±1.87	24.0–30.6	28.7±1.58
Ширина	16.8–20.0	17.9±1.03	18.5–20.5	19.8±0.67	17.6–21.6	20.0±0.88
Длина постфлексида	16.2–18.5	17.2±0.69	13.0–15.0	14.2±0.60	10.0–15.0	13.0±1.10
Относит. длина постфлексида, %	47.3–54.0	50.0±2.04	47.4–51.0	48.7±1.17	41.7–49.0	45.2±1.61

Промеры, мм	M_1 (n = 4)		M_2 (n = 4)		M_3 (n = 5)	
	lim	$M \pm m$	lim	$M \pm m$	lim	$M \pm m$
Длина	23.4–29.1	26.8±1.23	24.0–28.3	26.7±0.96	29.0–38.0	35.2±1.59
Ширина	16.2–20.0	18.9±0.90	16.0–19.8	18.4±0.88	13.5–17.0	15.8±0.63
Длина постфлексида	8.0–13.0	10.7±1.12	8.2–13.6	12.0±1.27	7.0–13.4	11.1±1.38
Относит. длина постфлексида	34.2–46.4	39.6±2.68	34.2–48.6	44.4±3.43	18.9–37.2	29.6±4.24
Длина талонида	–	–	–	–	7.5–12.6	9.6±0.95
Относит. длина талонида	–	–	–	–	22.8–34.0	27.2±1.96

Таблица 6

Размеры костей конечностей санменской лошади *Equus sanmeniensis* из Тологоя

Кость	Промеры, мм			
Плечевая	Ширина нижнего эпифиза		84.0	
Humerus	Поперечник нижнего эпифиза		96.0	
Лучевая	Макс. длина		355.0	
Radius	Ширина верхнего эпифиза		90.0	
	Поперечник верхнего эпифиза		55.6	
	Ширина диафиза		51.0	
	Ширина нижнего эпифиза		91.5	
	Поперечник нижнего эпифиза		53.0	
Большая берцовая	Длина		364.0;	380.0
Tibia	Ширина диафиза	48.5	52.8	52.0
	Ширина нижнего эпифиза	77.0	82.0	80.0
	Поперечник нижнего эпифиза	53.2	54.0	55.0
Таранная	Длина кости		65.0	
Astragalus	Ширина нижнего эпифиза		60.0	
	Поперечник нижней суставной поверхности		38.5	
Пяточная	Длина кости		122.0	
Calcaneus	Ширина суставной поверхности		51.5	
Плюсневая	Длина		299.0	
Metatarsale	Ширина верхнего эпифиза		55.0	
	Поперечник верхнего эпифиза		51.0	
	Ширина диафиза		34.0	
	Ширина в суставных валиках		51.2	
	Ширина нижнего эпифиза в суставе		52.0	
Фаланга I, задняя	Длина		77.0	
Phalanx I, post.	Ширина верхнего эпифиза		61.0	
	Ширина диафиза		34.0	
	Ширина нижнего эпифиза		45.0	
Фаланга II, задняя	Длина		35.0	
Phalanx II, post.	Ширина верхнего эпифиза		56.0	
	Ширина диафиза		46.0	
	Ширина нижнего эпифиза		47.0	
Фаланга III, задняя	Длина		49.5	
Phalanx III, post.	Ширина верхнего эпифиза		53.0	
	Макс. ширина		73.0	

стройные метаподии, у которых ширина в надсуставных валиках меньше, чем в суставе, что отличает ее от лошади Стенона. Малая ширина и площадь третьей фаланги (31.5 $см^2$) свидетельствует об обитании этого вида в сухих биотопах с плотным грунтом.

Величины таранной кости, плюсневой и фаланг из Китая, указанные в работе Форстен (Forsten, 1986), близки к размерам тологойской лошади и отличают ее от более мелкой раннеплейстоценовой лошади Северного Китая *Equus teilhardi* Eisenmann, 1975.

Вангенгейм (1966, 1977) попыталась выделить две формы санменской лошади: «раннюю» из нижнего горизонта средней толщи у горы Тологой и из второй толщи в местонахождении Засухино и «позднюю» из верхнего горизонта средней толщи у горы Тологой и третьей толщи в Засухино, т. е. в позднем эоплейстоцене и раннем плейстоцене Забайкалья. Однако таксономически это обозначено не было. Калмыков (1984) согласен, что костные остатки санменской лошади из более ранних отложений у горы Тологой и в Засухино отличаются из костей из более поздних отложений этих местонахождений. Он считает, что более поздняя форма санменской лошади могла «представлять ранний этап в эволюции кабаллоидных лошадей» (Калмыков, 1984, с. 112). С этим трудно согласиться, так как кабаллоидные лошади появились в Северной Америке, и оттуда происходило их расселение. С прекращением существования Берингийского моста в конце плиоцена развитие кабаллоидных лошадей и других подродов этого рода пошло параллельно на обоих континентах.

2.5. Зюссенборнская лошадь — *Equus (Allohippus) süssenbornensis* Wüst, 1901 (*E. (Hippotigris) süssenborensis*: Wüst et Reichenau, вып. 7, табл. 1, 5, 7–9).

Голотип не выделен. Оригинальный материал (Денштадт близ Зюссенсборна, Германия) хранится в Минералогическом институте в Вене (почти полная челюсть).

На территории нашей страны единичные ископаемые остатки этого вида известны из отложений древнего — раннего плейстоцена Молдавии, из галечников V надпойменной террасы Днестра у Тирасполя; в Крыму, на Таманском полуострове (Синяя балка), в Грузии (Ахалкалаки), на Апшеронском полуострове (Хурдалан) и близ Саратова и на юго-востоке Западной Сибири, в Кузбассе (Верещагин, 1957, 1959; Векуа, 1959, 1962; Лысенко, 1960; Громова, Дуброво, 1971; Алексеева, 1977; Габуниа, Векуа, 1989; Форонова, 1990). У зюссенборнской лошади из Грузии длина верхнего зубного ряда составляла 195–200 мм (Векуа, 1962).

Наиболее полно изучены остатки этой лошади из Зюссенборна близ Веймара в Германии, хотя голотип выделен не был (Wüst, 1901; Reichenau, 1915). Мусил (Musil, 1969) выделил целый верхний зубной ряд (1964/1177) в качестве лектотипа и нижний зубной ряд (1965/2592) в качестве паралектотипа в коллекциях Института четвертичной палеонтологии в Веймаре (рис. 11).

Зюссенборнские лошади были очень крупными животными. Для них характерны верхние и нижние зубы с сильной складчатостью эмали. Даже внутренняя долинка верхних коренных зубов имела до-

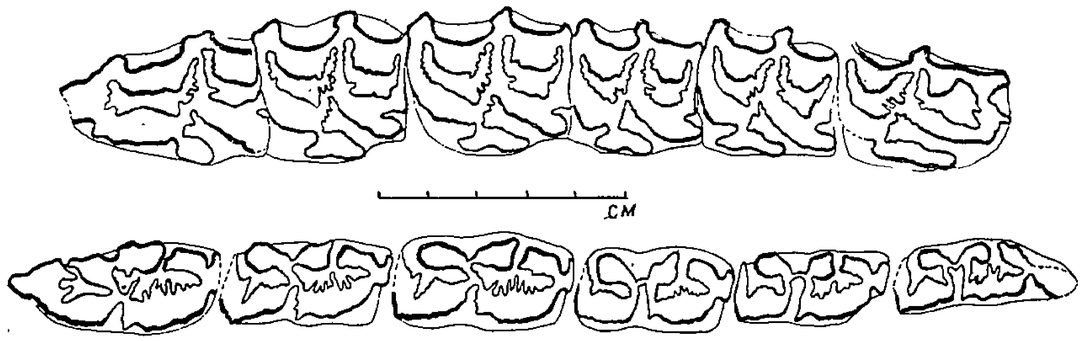


Рис. 11. Верхний зубной ряд (лектотип 1964/1177) и нижний зубной ряд (паралектотип 1965/2592) зюссенборнской лошади *Equus süssenborensis* Wüst (по Musli, 1969)

полнительные складочки. Относительно большую длину протокона можно рассматривать типичным признаком вида, как считал Мусил. Он тщательно разделил зубы по степени стирания на 3 группы, но объединил *P*3/ и *P*4/, *M*1/ и *M*2/. Таким образом, относительная длина

Размеры костей конечностей зюссенборнской

Кость	Промеры, мм	Зюссенборн (по Musil, 1969)		
		n	lim	*M* ± *m*
Плечевая	Ширина нижнего эпифиза	–	–	–
Humerus	Поперечник нижнего эпифиза	–	–	–
Пястная	Макс. длина кости	5	270.5–286.0	276.6±2.83
Metacarpale	Ширина верхнего эпифиза	4	58.1–64.0	60.5±1.24
	Поперечник верхнего эпифиза	4	37.8–40.8	38.9±0.69
	Ширина диафиза	5	39.4–43.0	41.1±0.65
	Ширина в надсуставных буграх	5	55.5–60.3	57.7±0.93
	Ширина в нижнем суставе	5	55.0–60.9	57.2±1.07
Большая берцовая	Макс. длина	–	–	–
Tibia	Ширина верхнего эпифиза	–	–	–
	Ширина диафиза	–	–	–
	Ширина нижнего эпифиза	–	–	–
	Поперечник нижнего эпифиза	–	–	–
Таранная	Макс. длина	4	59.5–72.5	63.8±2.96
Astragalus	Ширина нижнего конца	4	54.4–68.5	60.5±2.99
Плюсневая	Макс. длина	2	332.0	–
Metatarsale	Ширина верхнего эпифиза	3	56.6–57.8	57.4±0.38
	Поперечник верхнего эпифиза	2	50.3; 53.5	–
	Ширина диафиза	2	39.0; 39.3	–
	Ширина в надсуставных буграх	3	56.0; 57.4	–
	Ширина в нижнем суставе	2	55.0; 62.1	–
Фаланга I задняя	Макс. длина	6	94.7–103.2	98.8±1.33
Phalanx post.	Сагит. длина по переднему краю	7	77.5–91.0	–
	Ширина верхнего эпифиза	5	58.9–66.6	50.6±1.41
	Ширина диафиза	6	38.8–42.1	40.5±0.63
	Ширина нижнего эпифиза	6	48.9–52.0	50.6±0.51

* Сюда же включены размеры крупной кости из Малаештского местонахождения

протокона верхних предкоренных *P*3/ и *P*4/ высотой 73–84 мм составляла в среднем 39.6%; высотой 54–70 мм — 37.1%; высотой 30–47 мм — 35.3%. На коренных зубах высотой 70–85 мм протокон составил 42% длины зуба; высотой 55–64 мм — 42.6%; высотой 32–44 мм — 47.9%. На последних коренных зубах *M*3/ высотой 71–77 мм длина протокона составляла 47.4%, длина талонида 14.5%; высотой 50–57 мм — длина протокона 43.6%, длина талонида 13.5%; высотой 25–33 мм — длина протокона в среднем была 44.9%, а длина талонида — 14.7% длины зуба.

Нижние коренные зубы имели типично стеноновую форму двойной петли *v*-образного типа на предкоренных и иногда *u*-образного типа на коренных. Наружная долинка глубоко входила в шейку двойной петли и иногда даже раздваивалась. Слабо стертые *P*/3, *P*/4 имели длину в среднем 35.3 мм, ширину 17.3 мм; средне стертые были длиной 35.8 мм, шириной 17.6 мм; сильно стертые — 35.4 мм и шириной

Таблица 7

лошади *Equus süssenbornensis*

Тирасполь (по Громова, Дуброво, 1971 и собственным промерам)			Ахалкалаки (Габуния, Векуа, 1989)		
n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
2	86.0; 87.0	–	–	–	–
1	–	93.5	–	–	–
3	241.0–261.0	253.3±6.23	13	260.0–283.5	267.4±1.97
3	52.8–59.0	55.3±1.90	12	61.0–68.6	63.6±0.66
3	36.0–38.5	37.3±0.72	13	30.5–34.3	32.3±0.30
3	39.0–41.5	40.2–0.72	13	40.5–44.8	42.9±0.33
3	50.0–55.2	52.7±1.51	13	57.5–64.1	60.7±0.55
3	49.0–54.5	51.8±1.59	13	57.0–62.0	59.8±0.44
4*	385.0–410.0	398.3±5.26	–	–	–
2	110.0; 112.0	–	–	–	–
4	47.0–52.0	49.0±1.22	–	–	–
5	86.0–88.0	87.0±0.32	–	–	–
5	53.0–55.5	54.5±0.45	–	–	–
–	–	–	–	–	–
–	–	–	–	–	–
7	296.5–315.0	304.6±2.52	15	300.0–325.0	315.0±2.16
9	51.0–60.0	56.3±1.04	13	56.0–66.0	61.1±0.69
9	44.0–54.0	48.3±1.00	14	50.5–54.0	52.1±0.53
10	36.4–42.5	39.8±0.72	15	38.8–43.5	41.0±0.36
7	52.0–58.0	55.4±0.91	14	56.5–63.0	59.0±0.48
9	49.0–58.7	53.6±0.96	14	56.1–62.0	58.1±0.43
1	–	91.0	–	–	–
1	–	83.0	–	–	–
1	–	60.0	–	–	–
1	–	36.0	–	–	–
1	–	47.0	–	–	–

в Молдавии (Давид, 1980).

19.6 мм. Коренные *M*/1 и *M*/2 слабо стертые были длиной 34.9 мм и шириной 14.6 мм; средне стертые — 32.2 мм и 15.5 мм; сильно стертые 30.8 мм и 15.1 мм соответственно. Длина *M*/3 известна всего по двум зубам: из Зюссенборна (35.5 мм) и из Тамани (33 мм). Ширина — 13.5 мм и 12.5 мм соответственно (Громова, 1949).

Кости конечностей этого вида известны в небольшом количестве как в Германии, так и в нашей стране. Я провела статистическую обработку промеров, приведенных в работах Мусила (Musil, 1969, 1984), Громовой и Дуброво (1971) и собственных, на костях из Тираспольского гравия (табл. 7). Сравнение размеров аналогичных костей показало, что в Восточной Европе обитали более мелкие зюссенборнские лошади. Они входили в состав ранней фазы позднетаманского териокомплекса и в начальную фазу тираспольского териокомплекса (Давид, 1982; Давид и др., 1990), причем для Зюссенборна и Тирасполя известно много общих видов млекопитающих (Давид, 1977). Описывая значительные серии костей посткраниального скелета зюссенборнской лошади из Ахалкалаки, Габуния и Векуа (1989) не указали размеров плечевой, лучевой, большой берцовой, таранной и пяточной костей. Размеры пястных и плюсневых костей из Ахалкалаки приведены в табл. 7.

2.6. Лошадь Веры Громовой — *Equus (Allohippus) verae* Sher., 1971 (*E. coliemensis*: Lasarev, 1980, с. 44).

Голотип (р. Большая Чукочья, Колымская низменность) в коллекциях Геологического института РАН (фрагмент нижней челюсти с полным рядом коренных зубов № 835-123/21).

Остатки этого вида лошади найдены в раннеплейстоценовых отложениях олерской свиты Колымской низменности на Чукотке, на правом берегу р. Большой Чукочьей Шером в 1966 г. и описаны как *E. (Plesippus) verae* (Шер, 1971). Аналогичные костные фрагменты описаны из раннеплейстоценовых отложений Кузнецкой котловины (Форонова, 1982).

Лошади Веры Громовой были крупными животными. Их коренные зубы имели сильно складчатую эмаль. Протокон верхних зубов был относительно коротким (33–39% длины зуба на предкоренных и 33.4–43.5% — на коренных), узким, сильно сдвинутым назад относительно шейки. Гипокон был сдвинут внутрь. Задняя поверхность *M*3/ несла глубокий желоб. Длина нижнего зубного ряда — 195–216 мм. Выемка двойной петли нижних коренных зубов образовывала угол 110–130°. Форма двойной петли была очень своеобразна. Метаконид ее был почти прямоугольной формы, с широким входом; метастилид — почти треугольный, с узким входом. Наружная долинка на коренных зубах была очень длинной, конечности тонкие и длинные, копыта узкие (табл. 8).

Сравнение рисунка эмали жевательной поверхности зубов и размеров некоторых костей конечностей *E. süssenbornensis* и *E. verae*

Таблица 8

Размеры костей конечностей лошади Веры Громовой *Equus verae* (по Шер, 1971)

Кость	Промеры, мм	*n*	lim	*M* ± *m*
Лучевая	Макс. длина	3	370.0–400.0	390.0±10.00
Radius	Ширина верхнего эпифиза	4	90.0–100.0	94.2±2.10
	Ширина диафиза	3	42.5–48.0	45.5±1.61
	Ширина нижнего эпифиза	1	–	90.6
Пястная	Макс. длина	2	255.3; 257.6	–
Metacarpale	Ширина верхнего эпифиза	2	58.0; 64.5	–
	Поперечник верхнего эпифиза	2	39.3; 44.0	–
	Ширина диафиза	2	39.3; 43.7	–
	Ширина в надсуставных буграх	4	56.0–62.0	59.6±1.44
	Ширина нижнего эпифиза в суставе	4	56.0–61.5	59.2±1.31
Фаланга I передняя	Макс. длина	7	96.5–105.5	100.4±1.14
Phalanx I, ant.	Сагиттальная длина по переднему краю	7	89.8–97.0	93.2±0.91
	Ширина верхнего эпифиза	7	59.0–67.5	62.9±1.19
	Ширина диафиза	7	37.5–43.5	41.1±0.84
	Ширина нижнего эпифиза	7	53.0–60.0	56.3±1.06
Фаланга II передняя	Макс. длина	6	47.0–52.0	50.1±0.78
Phalanx II, ant.	Сагиттальная длина по переднему краю	6	39.0–43.2	41.5±0.63
	Ширина верхнего эпифиза	6	57.2–65.5	61.0±1.13
	Ширина диафиза	6	50.5–56.5	53.7±0.89
	Ширина нижнего эпифиза	5	55.8–60.1	58.2±0.76
Фаланга III передняя	Сагиттальная длина по переднему	4	66.0–77.0	68.2±1.11
Phalanx III, ant.	краю			
	Длина суставной поверхности	4	58.0–64.0	60.8±1.38
	Ширина суставной поверхности	4	30.3–32.0	31.0±0.38
	Макс. ширина копытной фаланги	4	90.0–105.0	98.8±3.15
Большая берцовая	Макс. длина	3	400.0–412.0	407.3±3.72
Tibia	Ширина верхнего эпифиза	1	–	112.0
	Ширина диафиза	3	47.7–58.2	53.1±3.04
	Ширина нижнего эпифиза	6	80.0–99.0	89.9±2.64
	Поперечник нижнего эпифиза	6	52.5–60.0	55.2±1.12
Таранная	Макс. длина	9	70.5–76.3	72.1±0.65
Astragalus	Ширина нижнего конца	9	54.2–64.3	60.2±1.12
Пяточная	Макс. длина	2	131.0; 131.3	–
Calcaneus	Наибольшая ширина	5	60.5–63.1	61.3±0.47
Плюсневая	Макс. длина	4	304.0–325.0	318.5±4.97
Metatarsale	Ширина верхнего эпифиза	4	52.9–61.0	57.4±1.71
	Ширина диафиза	5	33.2–43.2	37.4±1.91
	Ширина в надсуставных буграх	5	55.5–63.2	58.8±1.26
	Ширина нижнего эпифиза в суставе	4	54.4–62.3	57.8±1.72
Фаланга I задняя	Макс. длина	9	91.6–100.1	95.8±0.98
Phalanx I, post.	Сагиттальная длина по переднему краю	9	83.9–96.6	89.9±1.41
	Ширина верхнего эпифиза	10	60.3–71.3	66.5±1.21
	Ширина диафиза	10	39.7–47.3	42.9±0.80
	Ширина нижнего эпифиза	9	51.3–59.0	54.7±0.74

Продолжение табл. 8

Кость	Промеры, мм	*n*	lim	*M* ± *m*
Фаланга II задняя Phalanx II, post.	Макс. длина	3	52.2–59.7	56.3±2.20
	Сагиттальная длина по переднему краю	3	44.5–48.0	46.2±1.01
	Ширина верхнего эпифиза	4	63.7–64.4	64.1±0.15
	Ширина диафиза	3	49.3–53.8	52.0±1.39
	Ширина нижнего эпифиза	3	57.2–59.0	58.4±0.60
Фаланга III задняя Phalanx III, post.	Сагиттальная длина по переднему краю	6	65.0–74.0	67.7±1.41
	Длина суставной поверхности	6	55.0–59.0	56.1±0.61
	Ширина суставной поверхности	6	30.0–34.0	31.9±0.66
	Макс. ширина копытной фаланги	6	80.0–90.0	88.3±1.67

показали их большое сходство. Кости лошади Веры Громовой были несколько крупнее костей зюссенборнской лошади из Молдавии, но отличия в размерах не достигали статистически достоверного уровня. Так, различия в максимальной длине большой берцовой кости составили 1.4, в ширине ее нижнего эпифиза — 1.1. Самые большие различия были в длине плюсневой кости — коэффициент достоверности достигал 2.5; ширины диафиза составлял 1.18, ширины нижнего эпифиза в суставе — 2.14. Отличия от типичной зюссенборнской лошади были еще меньше.

В 1980 г. Куртен в обзоре плейстоценовых млекопитающих Северной Америки свел в синонимы к *E. simplicidens* Cope, 1982 и *Pliohippus* и *Plesippus* (Kurten, Anderson, 1980), следовательно, лошадь Веры Громовой должна относиться к подроду *Allohippus* и виду *süssenbornensis*, возможно, в статусе подвида.

В 1980 г. Лазарев, изучая ископаемые остатки лошадей Якутии, выделил новый вид *E. coliemensis* Lasarev, 1980 из отложений нижнего плейстоцена на р. Чукочья в Колымской низменности. По его мнению, вид отличается от *E. verae* Sher, 1971. В качестве голотипа им был выделен череп с сильно стертыми зубами; основная длина его — 542.8 мм, длина ряда коренных — 180.1 мм. Отличия, указанные им в характере складчатости эмали зубов и размерах метаподий, не выходили за рамки индивидуальной изменчивости, поэтому не могу согласиться с автором и считаю, что эти остатки также должны быть отнесены к *E. (Allohippus) süssenbornensis* (рис. 12. *вклейка*).

2.7. Гиппарионовидная лошадь — *Equus* (subgen. ?) *hipparionoides* Vekua, 1960.

Голотип из Ахалкалаки, местность Амиранисмта, юг Грузии, хранится в коллекциях Института палеобиологии Грузии в Тбилиси. Это — ряд нижних коренных зубов, № 99.

На юге Грузии, в Ахалкалаки, одновременно с зюссенборнской лошадью в раннеплейстоценовое время обитала своеобразная лошадь, которая характеризовалась относительно мелкими размерами,

стройными конечностями и наличием на верхних коренных зубах исключительно короткого протокона и очень длинной шпоры, а на постоянных нижних коренных — парастилида, эктостилида и гипостилида, характерных для молочных и постоянных зубов гиппариона. Абсолютная длина протокона на *P*4/ была 6.8 мм, на *M*1/ — 6.0 мм, на *M*2/ — 7.5 мм, на *M*3/ — 9.5 мм. Это составляло на *P*4/ — 23.4% от длины зуба, на *M*1/ — 23.3%, на *M*2/ — 27.7%, на *M*3/ — 36.5%. Длина нижнего зубного ряда равнялась 193 мм.

Из костей конечностей известны только дистальный отдел плечевой кости шириной 81 мм; тонкая и стройная пястная кость длиной 239 мм, шириной верхнего эпифиза 53 мм, диафиза 32 мм, нижнего эпифиза в суставе 46 мм; шесть плюсневых костей длиной 271–292 мм, в среднем 280.3 мм, при ширине верхнего эпифиза 46.7–50.0 мм, в среднем 49.1 мм. Ширина диафиза колебалась от 30 до 34.1 мм и в среднем составляла 32.6 мм. Ширина нижнего эпифиза в суставе была 43.5–48.8 мм, в среднем 46.1 мм (Векуа, 1960; Габуния, Векуа, 1989).

2.8. Лошадь Валериана Громова — *Equus (Allohippus* ?) *valeriani* Gromova, 1946

Голотип (Самаркандская стоянка) в коллекциях Геологического института РАН (нижний предкоренной № 261).

При раскопках позднепалеолитической стоянки в Самарканде в 1938 г. были найдены зубы лошади, которые Громова (1946) отнесла к новому виду *E. valeriani* V. Gromova, 1946. На верхних коренных зубах протокон был длинный, 42.3–57.2% длины зуба, как у лошадей подрода *Equus*. Эмаль тонкая, со значительной складчатостью. На нижних — двойная петля стенонового типа, обильные складочки в задней внутренней долинке, шпора в наружной долинке, незначительное захождение наружной долинки в шейку двойной петли. Ряд перечисленных признаков характерен для лошадей подрода *Allohippus*, другие (длинный протокон на верхних зубах и незначительное захождение наружной долинки в шейку двойной петли на нижних) характерны для лошадей подрода *Equus*, обитавших во второй половине и в конце плейстоцена. Громова была склонна сближать ее с *E. sivalensis*, также имевшей довольно длинный протокон.

Новые раскопки Самаркандской стоянки, проведенные Львом в 1959 г., дали дополнительные палеонтологические материалы, но кости и зубы лошадей были так сильно раздроблены, что уточнить систематическое положение вида не удалось.

2.9. Древняя лошадь — *Equus (Allohippus) altidens* Reichenau, 1915 (*Hippotigris altidens* Reichenau, 1915: с. 25; *Asinus altidens*: Musil, 1969, с. 629).

Голотип не выделен. Описан из Зюссенборна, Германия. Оригинальный материал хранится в музеях Фрейбурга, Веймара и университета в Галле (изолированные коренные).

Мелкая лошадь с удлиненными и очень тонкими метаподиями. В Восточной Европе известна из раннеплейстоценовых отложений Молдавии (Тирасполь, галечники V надпойменной террасы) (Громова, Дуброво, 1971; Давид, 1980; Давид и др., 1990).

Остатки лошади *E. aff. altidens* описаны из раннеплейстоценовых отложений Дманиси в Восточной Грузии (Габуния и др., 1988; Габуния, Векуа, 1989). В распоряжении исследователей был череп, нижняя челюсть, изолированные постоянные и молочные зубы, кости конечностей — пястные, плюсневые, таранные и фаланги. Средняя высота в холке — 138–146 см.

Череп относительно мелкий, небо вогнутое. Длина верхнего зубного ряда — 175 мм, длина ряда мелких коренных *M*1/–*M*3/ всего 73 мм. Присутствует «волчий» зуб. Протокон короткий, гипокон относительно мелкий. Складчатость эмали довольно значительная, но складки неглубокие.

Длина нижнего зубного ряда — 186 мм. На нижних зубах наружная долинка глубоко проникает в шейку двойной петли не только на коренных, но и на предкоренных зубах. Двойная петля «стенонового» типа, с узкой *v*-образной выемкой и почти симметричными лопастями. На *M*/3 задняя петля образует изолированный эмалевый островок (Габуния, Векуа, 1989).

Длина лучевой кости — 325 и 334 мм; ширина верхнего эпифиза ($n = 4$) 74.0 мм; ширина диафиза ($n = 6$) 39.7 мм; ширина нижнего эпифиза ($n = 6$) 72.3 мм. Размеры пястной кости ($n = 7$) следующие: длина 217.0–233.0 мм, в среднем 227.5±2.15 мм; ширина верхнего эпифиза 45.4–50.0 мм, в среднем 48.1±0.64 мм; ширина диафиза 31.0–34.2 мм, в среднем 32.4±0.45 мм; ширина нижнего эпифиза 44.0–46.0 мм, в среднем 44.9±0.23 мм.

В задней конечности наиболее многочисленными были таранная и плюсневая кости. Размеры таранной кости ($n = 6$): максимальная длина — 57.0–63.0 мм, в среднем 58.9+0.90 мм; ширина нижней суставной поверхности — 47.0–50.5 мм, в среднем 47.8±0.61 мм. Размеры плюсневой кости ($n = 5$) следующие: длина 252.0–263.0 мм, в среднем 258.3±2.15 мм; ширина верхнего эпифиза — 46.5–49.0 мм, в среднем 47.7 мм; ширина диафиза — 31.5–34.0 мм, в среднем 33.1±0.45 мм; ширина нижнего эпифиза — 43.2–46.4 мм, в среднем 44.9±0.63 мм (Габуния, Векуа, 1989).

Размеры фаланг не указываю, так как они не разделены авторами не передние и задние.

2.10. Намадийская лошадь — *Equus (Allohippus) namadicus* Falconer et Cautley, 1849 (*E. (Hemionus* ?) *namadicus*: Gromova, 1949; *E. ex. gr. stenonis*: Gabunia, Vekua, Bugianichvili, 1988, c. 12; *E. (Plesippus) cf. E. namadicus*: Baryshnikov, 1993, c. 22).

Голотип из Центральной Индии, р. Нарбада, череп M2683 в коллекциях отдела палеонтологии Британского Музея естественной истории.

Остатки этой мелкой лошади известны из раннеплейстоценовых отложений Дманиси в Восточной Грузии, в пещере Треугольная на Северном Кавказе и местонахождении Лахути 2 в Таджикистане (Жегалло, 1988; Габуния, Векуа, 1989; Барышников, 1993).

Из Грузии известны неполный череп, длина верхнего зубного ряда которого 179 мм. Длина протокона изменялась от 10 до 14.3 мм, что составляло 27.0–51.3% длины зуба. Лобная область черепа относительно плоская, с незначительным возвышением над глазницами. Носовые кости со стороны сагиттального шва несут бороздообразную вогнутость. Глазницы большие, слабо выступающие в стороны. На лицевой стороне ясно выражена предглазничная ямка. Костное нёбо вогнуто. Передний край хоан расположен немного позади переднего края *M*2/. Сошник широкий и плоский.

Длина нижнего зубного ряда — 189 и 194 мм. Нижние коренные зубы стеннонового типа с узкой v-образной выемкой между лопастями двойной петли и глубоко проникающей наружной долинкой на молярах. Конечности относительно короткие и массивные. Длина пястной кости — 230 мм, плюсневой — 267 мм; ширина верхнего эпифиза — 51.3 и 50.0 мм соответственно; ширина диафиза — 38 мм на *Mtc* и 37.0 мм на *Mtt*; ширина нижнего эпифиза в суставе — 51 мм и 47 мм.

Сходные черты строения и размеров зубов, индекса протокона, очертания двойной петли прослежены для зубов лошадей из пещеры Треугольная на Северном Кавказе и Лахути 2 в Таджикистане (Жегалло, 1988; Барышников, 1993).

Таким образом, палеонтологические материалы по аллогиппусным лошадям, собранные в нашей стране, изучены еще недостаточно. Ряд вопросов систематической принадлежности и видового или подвидового ранга остается спорным.

Глава 3. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ АНТРОПОГЕНОВЫХ ЛОШАДЕЙ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

Рассмотрим морфологические особенности лошадей, обитавших в северной Евразии в антропогене, т. е. на протяжении последнего миллиона лет и, в особенности, второй его половины. Этих лошадей можно отнести к 3 подродам: настоящих лошадей — подрод *Equus*, ослов — подрод *Asinus* и полуослов — подрод *Hemionus*.

ПОДРОД НАСТОЯЩИЕ ЛОШАДИ — *EQUUS* LINNAEUS, 1758

3.1. Мосбахская лошадь — *Equus (Equus) mosbachensis* Reichenau, 1903 (*E. abeli:* Antonius, 1913. Bd. 26. H. 3–4. P. 241; *E. nordostensis*: Russanov, 1968. P. 55).

Голотип не выделен. Синтипы — неполные черепа в коллекциях музея г. Майнца (Мосбах близ Висбадена) и в музее Геологического института в Берлине, Германия.

Наиболее древним видом настоящих лошадей была мосбахская лошадь. В Азии единичные находки остатков этого вида были сделаны на севере Восточной Сибири, в бассейне р. Вилюй, в отложениях древнего плейстоцена, в Забайкалье, в раннеплейстоценовых отложениях Кузнецкой котловины, в Барнаульском Приобье, в отложениях кошкурганской свиты, распространенной на юго-западных склонах хребта Каратау, а также на правобережье Иртыша близ селений Лебяжье и Жанабет (Вангенгейм, 1961, 1977; Форонова, 1982; Кожамкулова, Костенко, 1984).

В Европейской части страны остатки мосбахской лошади найдены под Пятигорском, на восточном берегу Куяльницкого лимана у с. Красноселка близ Одессы, в аллювии V надпойменной террасы Днестра, в Колкотовой и Просяной балках, и других пунктах близ Тирасполя (Давид, 1964, 1969, 1980, 1980а; Громова, Дуброво, 1971; Алексеева, 1977).

Мосбахские лошади были очень крупными животными, рост которых в холке достигал 156–170 см. Их голова была очень крупная, узколобая и длинномордая. Основная длина черепа достигала 580–588 мм. Коренные зубы были сравнительно небольшие, сохранялся «волчий» зуб. Мезостиль был раздвоен. Протокон на верхних коренных зубах составлял 40–58% длины зуба, что характерно для настоящих лошадей.

Длина ряда верхних коренных зубов, измеренная по коронкам, составляла (по 14 экз.) 190.5–208.5 мм и в среднем была 197.8±1.35 мм на основании осуществленной нами статистической обработки данных, приведенных в работах Нобиса (Nobis, 1971, 1981) по мосбахской лошади, остатки которой найдены в серых песках Мосбаха и кромерских отложениях Рандерзакера, в среднем течении р. Майн в районе Вюрцбурга, Германия. Размеры зубов приведены в табл. 9.

Длина ряда нижних коренных зубов, измеренная по коронкам, была (по 19 экз.) 181–207 мм и в среднем составляла 194.1±1.53 мм. Резцовая часть нижней челюсти была узкой, что считается архаичным признаком (Громова, 1949). На нижних зубах двойная петля с асимметричными метаконидом и метастилидом, широко открытая, *и*-образной или неправильной формы. Метаконид в целом круглый или закругленный, метастилид овальный или выпуклый. Наружная долинка не доходит до шейки двойной петли. Эмаль зубов относительно тонкая (рис. 13, *вклейка*). Размеры зубов приведены в табл. 10, а размеры большинства костей конечностей — в табл. 11 и 12.

На северо-востоке нашей страны, в Якутии, в раннем плейстоцене обитала лошадь *Equus nordostensis* Russanov, 1968, сходная, по мнению Лазарева (1980, 1987) с мосбахской. Часть ископаемых остатков этого вида, собранных в Якутии, хранится в Петербурге, в коллекциях Зоологического института РАН, часть — в коллекциях Института геологии ЯФ СО РАН в Якутске. Фрагмент черепа лошади (колл. ЗИН РАН, № 3966), описанный еще Черским (1891) и Громовой (1949), по длине ряда коренных, измеренной по коронкам и равной 193 мм, по пропорциям и складчатости эмали зубов может быть отнесен к мосбахской лошади (табл. 13). Сходные размеры имели верхние коренные зубы мосбахской лошади, найденные в галечниках V надпойменной террасы Днестра в окрестностях Тирасполя (Громова, Дуброво, 1971). Сравнение размеров костей конечностей *E. nordostensis* с аналогичными данными по мосбахской лошади из Молдавии и Западной Европы показало их очень близкое сходство. Оно проведено в табл. 14, 15 и на рис. 14–17. Это позволило свести *E. nordostensis* в синонимы к *E. mosbachensis* и выделить следующие подвиды: *mosbachensis* Reichenau, 1903, ранний плейстоцен, Западная Европа и, возможно, Молдавия, галечники V надпойменной террасы Днестра близ Тирасполя; *nordostensis* Russanov, 1968, ранний плейстоцен Центральной Якутии и Приморской низменности в бассейнах Яны, Индигирки и Адычи.

Таблица 9

Размеры постояиных зубов верхией челюсти мосбахской лошади *Equus mosbachensis* (по Eisenmann, 1981)

Промеры, мм	P^2			P^3			P^4		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Длина зуба	11	38.0–47.0	41.6±0.80	15	29.5–36.0	32.8±0.46	15	29.0–34.0	31.8±0.35
Ширина зуба	12	27.0–29.5	27.9±0.22	14	29.0–32.5	30.7±0.30	15	28.0–32.0	30.4±0.29
Длина протокона	12	9.5–12.0	10.4±0.24	14	12.0–17.5	14.8±0.42	15	13.0–18.5	15.4±0.42
Относит. длина протокона	10	23.2–28.2*	24.4±0.26	14	37.7–52.5	45.3±1.20	15	39.4–56.1	48.4±1.39

Промеры, мм	M^1			M^2			M^3		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Длина зуба	14	26.5–30.5	27.8±0.32	13	27.5–32.5	29.1±0.35	7	29.5–33.0	30.9±0.51
Ширина зуба	14	27.5–31.0	28.9±0.25	12	26.5–30.0	28.2±0.32	6	22.5–25.0	24.2±0.44
Длина протокона	14	11.5–16.0	13.5±0.35	13	13.5–18.5	15.6±0.35	7	14.0–18.0	15.7±0.51
Относит. длина протокона	14	41.8–59.2	48.5±1.28	13	47.4–58.2	53.4±0.93	7	39.9*–54.5	50.8±1.02

* По Nobis, 1981.

Таблица 10

Размеры постоиииых зубов иижией челюсти мосбахской лошади *Equus mosbachensis* (по Eisenmann, 1981)

Промеры, мм	P_2			P_3			P_4		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Длина зуба	19	34.0–39.0	37.4±0.37	22	31.0–35.0	32.9±0.27	24	29.5–36.0	31.9±0.33
Ширина зуба без цемента	19	15.5–17.5	16.5±0.14	21	16.5–20.5	18.1±0.23	23	16.0–19.5	17.8±0.18
Длина задней долинки	19	15.0–21.5	18.4±0.39	22	12.5–17.5	15.4±0.31	23	11.5–17.5	14.5±0.29
Относит. длина задней долинки, %	19	43.7–58.1	49.2±0.81	22	40.0–53.2	46.8±0.78	23	35.9–51.6	45.3±0.67

Промеры, мм	M_1			M_2			M_3		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Длина зуба	22	27.0–33.0	29.3±0.29	22	27.0–35.0	30.3±0.39	17	33.0–41.5	36.3±0.46
Ширина зуба без цемента	22	15.0–17.5	16.1±0.17	20	14.0–18.0	15.8±0.24	17	13.0–16.5	14.9±0.23
Длина задней долинки	22	7.5–15.0	10.9±0.35	21	8.0–15.0	11.4±0.33	–	–	–
Относит. длина задней долинки, %	22	27.8–45.4	37.3±0.94	21	22.2–45.6	36.6±1.16	–	–	–

Таблица 11

Размеры костей передней конечности мосбахской лошади
Equus mosbachensis (по Reichenau, 1915; Nobis, 1971, 1981*)

Кость	Промеры, мм	*n*	lim	*M* ± *m*
Плечевая	Длина от головки	7	314.0–333.0	321.1±2.76
Humerus	Ширина нижнего эпифиза	34	83.5–105.0	90.3±0.77
Лучевая	Макс. длина	16	360.0–388.0	374.8±1.95
Radius	Ширина верхнего эпифиза	33	79.0–95.5	89.8±0.54
	Ширина диафиза	36	43.0–50.5	47.9±0.30
	Ширина нижнего эпифиза	43	69.5–79.5	75.5±0.38
Пястная	Макс. длина	46	240.0–270.0	257.7±1.12
Metacarpale	Ширина верхнего эпифиза	44	50.0–62.0	57.6±0.44
	Ширина диафиза	46	37.0–48.0	42.4±0.33
	Поперечник диафиза	46	24.0–32.5	28.7±0.34
	Ширина нижнего эпифиза	45	47.0–59.5	55.3±0.43
Фаланга I	Длина (макс.)	46	93.0–103.0	97.8±0.44
Phalanx I	Ширина верхнего эпифиза	45	56.0–68.0	61 7±0.42
	Ширина диафиза	46	40.0–46.5	42.4±0.24
	Ширина нижнего эпифиза	46	47.0–56.0	51.0±0.26
Фаланга II	Длина (срединная)	19	39.0–45.0	42.1±0.39
Phalanx II	Ширина верхнего эпифиза	19	56.0–65.5	61.0±0.57
Фаланга III	Длина	1	–	57.0
Phalanx III	Макс.ширина	5	87.0–96.0	89.9±1.58

* Статистическая обработка данных проведена автором.

Таблица 12

Размеры костей задней конечности мосбахской лошади
Equus mosbachensis (по Reichenau, 1915; Nobis, 1971, 1981*)

Кость	Промеры, мм	*n*	lim	*M* ± *m*
Бедренная	Длина от головки	3	416.0–439.0	429.0±8.33
Femur	Ширина нижнего эпифиза	13	99.0–118.0	108.8±1.51
Большая берцовая	Макс. длина	17	377.0–423.0	403.4±3.42
Tibia	Ширина верхнего эпифиза	15	103.5–125.0	112.4±1.63
	Ширина нижнего эпифиза	20	82.0–99.0	90.9±1.16
Пяточная	Макс. длина	25	123.5–141.0	131.7±0.99
Calcaneus				
Таранная	Длина	36	66.5–79.0	71.2±0.43
Astragalus	Длина суставной поверхности	35	57.0–66.0	61.2±0.36
Плюсневая	Макс. длина	48	290.0–321.0	307.8±1.04
Metatarsale	Ширина верхнего эпифиза	48	52.0–63.0	58.9±0.44
	Ширина диафиза	48	34.5–45.0	40.9±0.25
	Поперечник диафиза	48	30.5–42.0	34.3±0.44
	Ширина нижнего эпифиза	46	49.0–61.5	55.8±0.44
Фаланга I	Длина (макс.)	34	90.0–102.0	95.2±0.57
Phalanx I	Ширина верхнего эпифиза	34	58.0–67.5	63.8±0.41
	Ширина диафиза	34	38.5–44.0	42.0±0.25
	Ширина нижнего эпифиза	33	46.5–53.5	49.6±0.28
Фаланга II	Длина (срединная)	24	42.0–48.0	44.7±0.32
Phalanx II	Ширина верхнего эпифиза	24	57.5–65.0	61.2±0.51
Фаланга III	Длина	2	63.5; 65.0**	–
Phalanx III	Макс. ширина	6	81.0–88.0	83.2±1.01

* Статистическая обработка данных проведена автором.
** Размеры указаны по Рейхенау (Reichenau, 1915).

Таблица 13

Размеры верхних коренных зубов мосбахской лошади *Equus mocbachensis*
(фрагмент черепа из колл. ЗИН АН СССР, № 3966)

Зуб	Длина, мм	Ширина, мм	Длина протокона, мм	Относит. длина протокона, %
P^2	42.0	28.0	10.0	23.8
P^3	32.0	32.0	16.0	50.0
P^4	31.0	32.0	16.8	54.2
M^1	27.0	30.6	14.8	54.8
M^2	28.2	29.0	16.5	58.5
M^3	32.0	27.8	16.8	52.5

По данным Рутт (Rutte, 1958, 1959, 1967, 1971) и Брюнинга (1970) одновременно с мосбахской лошадью в долине Майна обитали из хищных — *Ursus* sp. и *Homotherium moravicum*; из хоботных — *Mammuthus trogontherii* Pohling, *Palaeoloxodon antiquus* Falc. et Gautl.; из копытных — *Dicerorhinus etruscus* Falc., *Praemegaceros verticornis* Dawk., *Cervus cf. elaphus, Capreolus* sp., *Bison schoetensacki* Freud., *B. priscus* Boj.

В Молдавии мосбахская лошадь входила в состав хорошо изученного тираспольского териокомплекса, существовавшего на протяжении всей миндельской эпохи. Вместе с ней там обитали *Vulpes* sp., *Panthera spelaea* Gold., *Equus hydruntinus* Reg., *Dicerorhinus kirchbergensis* Jaeg., *Praedama cf. süssenbornensis* Kahl., *Cervus cf. elaphoides* Kahl.

В долине Вилюя одновременно с мосбахской лошадью найдены остатки трогонтериевого слона *Archidiskodon trogontherii* Pohl, носорога Мерка *Dicerorhinus kirchbergensis* Jaeg. и шерстистого носорога *Coelodonta antiquitatis* Blum. В спорово-пыльцевых спектрах этого региона преобладала пыльца травянистых растений, а также шишки 2 видов ели — Picea obovata, P. anadyrensis и лиственницы Larix dahurica, представители широколиственных пород. Как считает Гитерман (1960), в древнем плейстоцене, в басейне Вилюя существовали лиственично-березовые леса и травянистые ассоциации луго-степного типа.

В Кузнецкой котловине вместе с мосбахской лошадью, подвидовое положение которой требует еще уточнения, в довольно разнообразный териокомплекс входили еще, в частности, трогонтериевый слон *Archidickodon trogontherii* Pohl. и носорог *Coelodonta* sp., многочисленные благородные олени *Cervus cf. elaphus*, крупные бизоны *Bison* sp., из хищных — крупные пантеры *Pantehra* sp. и медведи *Ursus* sp., грызуны были представлены здесь цокорами *Mesosiphneus*, сусликами *Citellus*, формами рода *Colobotis*, слепушонками *Ellobius*, хомяками Cricetinae, тушканчиками *Allactagulus* (Галкина, 1977).

Таблица 14

Размеры костей передней конечности мосбахской лошади *Equus mosbachensis*, найденных на территории России и Молдавии

Кость	Промеры, мм	*n*	lim	*M* ± *m*	Примечания
Лопатка	Ширина через лопаточный бугор	2	102.0; 109.0	–	Кишинев, ОПС № 449; Якутск, ЯФ СО АН,
Scapula	Длина суставной ямки	2	68.0; 65.8	–	№ 61
	Ширина суставной ямки	2	51.5; 54.0	–	
Плечевая	Ширина нижнего эпифиза	4	87.3–97.2	–	По Давиду, 1969
Humerus	Поперечник нижнего эпифиза	2	89; 96.3	–	
Лучевая	Макс. длина	1	–	385.0	По Давиду, 1969
Radius	Ширина верхнего эпифиза	4	93.5–97.5	96.2±0.91	Петербург, ЗИН РАН, № 19571
	Ширина нижнего эпифиза	6	84.0–88.5	87.0±0.69	Якутск, ЯФ СО АН, № 302, 321, 374, 485,
	Поперечник нижнего эпифиза	6	48.5–53.0	50.1±0.62	724, 904
Пястная	Макс. длина	11	247.0–265.0	257.1±1.71	Кишинев, ОПС, № 71, 322; Одесса, ПМОГУ,
Metacarpale	Ширина верхнего эпифиза	10	54.0–61.8	58.0±0.78	по Алексеевой, 1977; Петербург, ЗИН РАН,
	Поперечник верхнего эпифиза	10	39.0–42.0	39.8±0.35	№ 4293, 4294; Якутск, ЯФ СО АН, № 604,
	Ширина диафиза	11	37.5–44.0	40.7±0.63	819, 2091
	Поперечник диафиза	7	29.0–34.0	30.6±0.61	
	Ширина нижнего эпифиза	10	50.6–60.0	55.1±0.72	
	Поперечник нижнего эпифиза	8	37.0–42.0	40.6±0.70	
Фаланга I	Длина (срединная)	8	89.0–98.0	92.2±1.19	Петербург, ЗИН РАН, № 4432 (10); Якутск,
Phalanx I	Ширина верхнего эпифиза	8	60.0–65.0	62.3±0.70	ЯФСОАН, № 542, 2249, 3695, 3696, 5334,
	Ширина диафиза	8	40.0–43.0	41.4±0.38	5443, 5736
	Ширина нижнего эпифиза	8	50.0–54.5	52.2±0.58	
Фаланга II	Длина (срединная)	5	40.0–45.0	42.2±0.86	Петербург, ЗИН РАН, № 4490 (38)
Phalanx II	Ширина верхнего эпифиза	5	56.0–63.5	59.1±1.38	Якутск, ЯФСОАН, № 1538, 5273, 5444, 1 экз.
	Ширина диафиза	5	49.0–58.5	53.2±1.65	без. №
	Ширина нижнего эпифиза	5	57.0–61.0	57.6±1.48	
Фаланга III	Длина	7	56.0–60.3	57.6±0.59	Петербург, ЗИН РАН, № 4427 (1)
Phalanx III	Ширина суставной поверхности	7	53.5–59.0	55.5±0.68	Якутск, ЯФСОАН, № 652, 1683, 1965, 3108,
	Диаметр суставной поверхности	6	29.0–32.0	30.5±0.52	3703, 3841
	Макс. ширина	7	89.0–96.2	92.8±1.09	

Таблица 15

Размеры костей задней конечности мосбахской лошади *Equus mosbachensis*, найденных на территории России и Молдавии

Кость	Промеры, мм	*n*	lim	*M* ± *m*	Примечания
Большая берцовая	Длина	5	384.0–423.0	–	По Давиду, 1969;
Tibia	Ширина верхнего эпифиза	6	96.0–122.0	–	Петербург, ЗИН РАН, № 4341, 4342, 4348,
	Ширина нижнего эпифиза	22	82.0–97.0	89.4±0.98	4350; Якутск, ЯФ СОАН, № 65, 320, 472,
	Поперечник нижнего эпифиза	21	49.0–66.5	55.0±0.88	591, 919, 1051, 2189, 3708, 3932, 4031, 5201,
					5737, 5753, 5755, 5802, 5825 и без №
Таранная	Макс. длина	11	67.0–76.5	71.9±0.99	Петербург, ЗИН РАН, № 4485;
Astragalus	Ширина суставной поверхности	11	57.0–64.0	61.1±0.98	Якутск, ЯФ СОАН, № 1918, 3295, 3768,
					5009, 5042, 5411, 5443, 5494, 5645
Пяточная	Длина	1	–	128.0	Петербург, ЗИН РАН, № 4433 (1, 5)
Calcaneus	Ширина суставной части	2	–	52.8; 59.0	
Плюсневая	Макс.длина	16	290.0–312.0	298.1±1.63	Кишинев, ОПС № 96, 515; по Алексеевой,
Metatarsale	Ширина верхнего эпифиза	18	52.0–67.0	56.1±1.06	1977; Петербург, ЗИН РАН, № 4333; Якутск,
	Поперечник верхнего эпифиза	19	43.0–55.0	48.0±0.88	ЯФСОАН, № 203, 290, 360, 619, 620, 647,
	Ширина диафиза	19	33.0–39.0	37.0±0.36	663, 673, 1943, 5728, 5743, 5745, 5748, 5749;
	Поперечник диафиза	14	32.0–36.0	33.2±0.33	МГУ, 1840–805.
	Ширина нижнего эпифиза	19	50.0–58.0	53.6±0.53	
	Поперечник нижнего эпифиза	15	38.0–43.0	40.8±0.50	
Фаланга I	Длина (срединная)	7	82.2–92.0	87.5±1.50	Петербург, ЗИН РАН, № 3964, 4432 (14),
Phalanx I	Ширина верхнего эпифиза	6	60.5–67.5	63.5±1.12	10615; Якутск, ЯФСОАН, № 3697, 5250,
	Ширина диафиза	7	37.5–41.5	38.8±0.52	5331, 5408
	Ширина нижнего эпифиза	6	46.0–53.0	48.8±0.95	
Фаланга II	Длина (срединная)	7	43.0–47.0	45.0±0.49	Петербург, ЗИН РАН, № 4490 (90); Якутск,
Phalanx II	Ширина верхнего эпифиза	7	60.0–64.5	61.1±0.64	ЯФСОАН, № 1146, 1544, 3453, 5396, 5406,
	Ширина диафиза	7	48.0–51.5	50.5±0.46	5485
	Ширина нижнего эпифиза	7	53.6–57.0	56.0±0.46	
Фаланга III	Длина	2	65.5; 66.5	–	Якутск, ЯФСОАН, № 1764, 3702
Phalanx III	Ширина суставной поверхности	2	53.0; 56.0	–	
	Диаметр суставной поверхности	2	34.0; 32.5	–	
	Макс. ширина	2	94.5; 90.5	–	

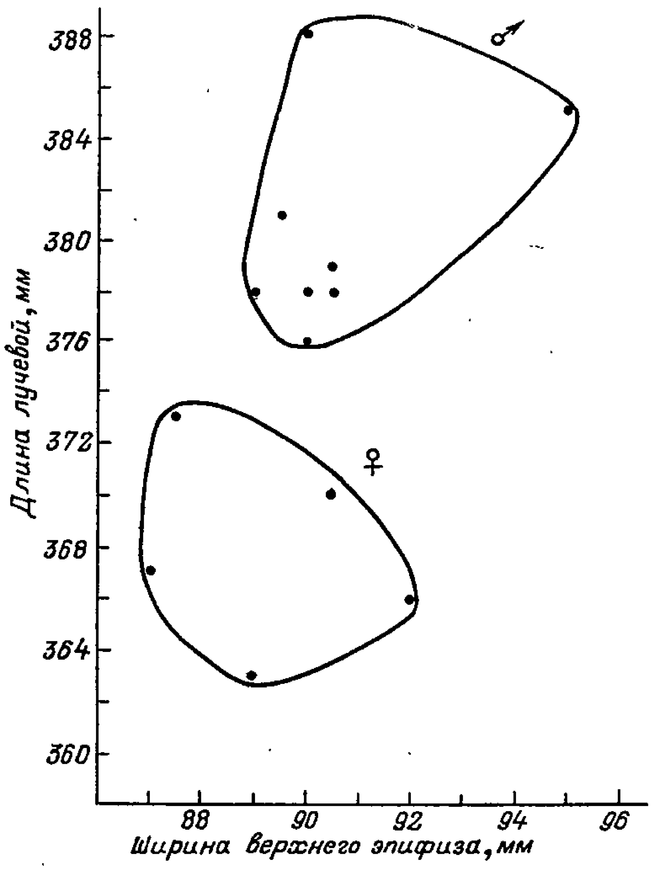


Рис. 14. Размеры лучевой кости мосбахской лошади.

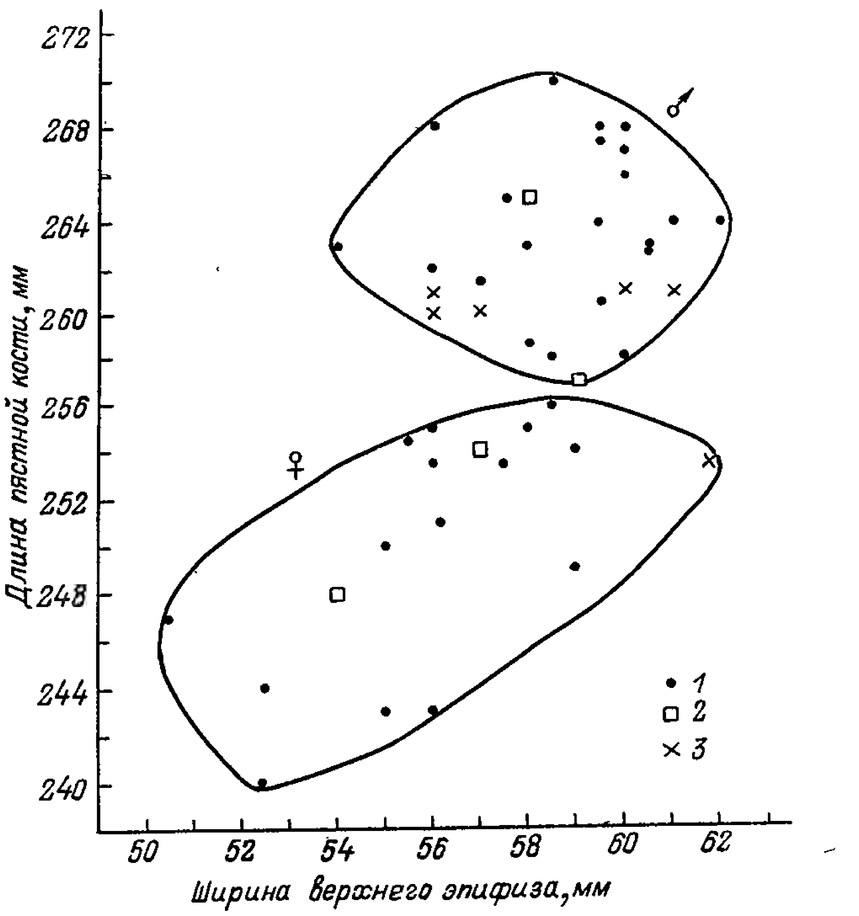


Рис. 15. Размеры пястной кости мосбахской лошади:
1 — Мосбах, *2* — Молдавия, *3* — Якутия

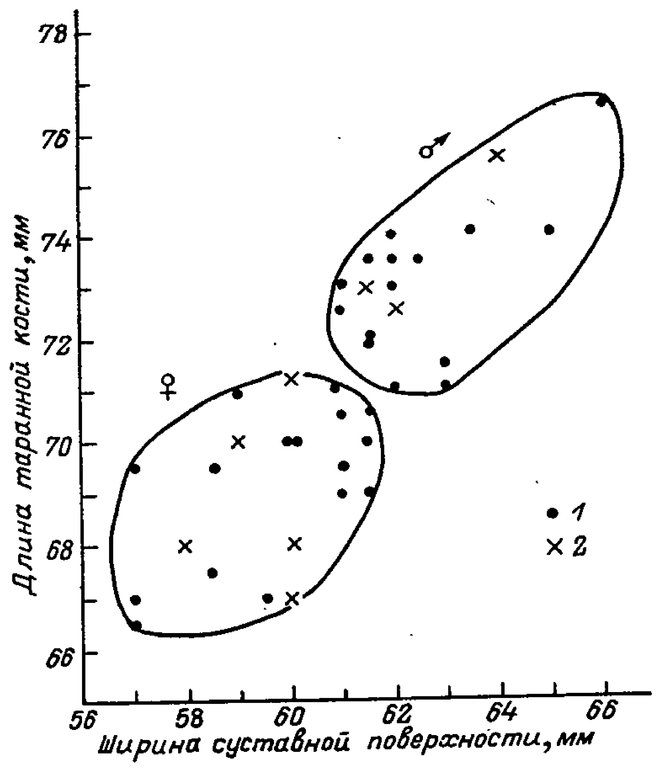


Рис. 16. Размеры таранной кости мосбахской лошади:
1 — Мосбах, *2* — Якутия

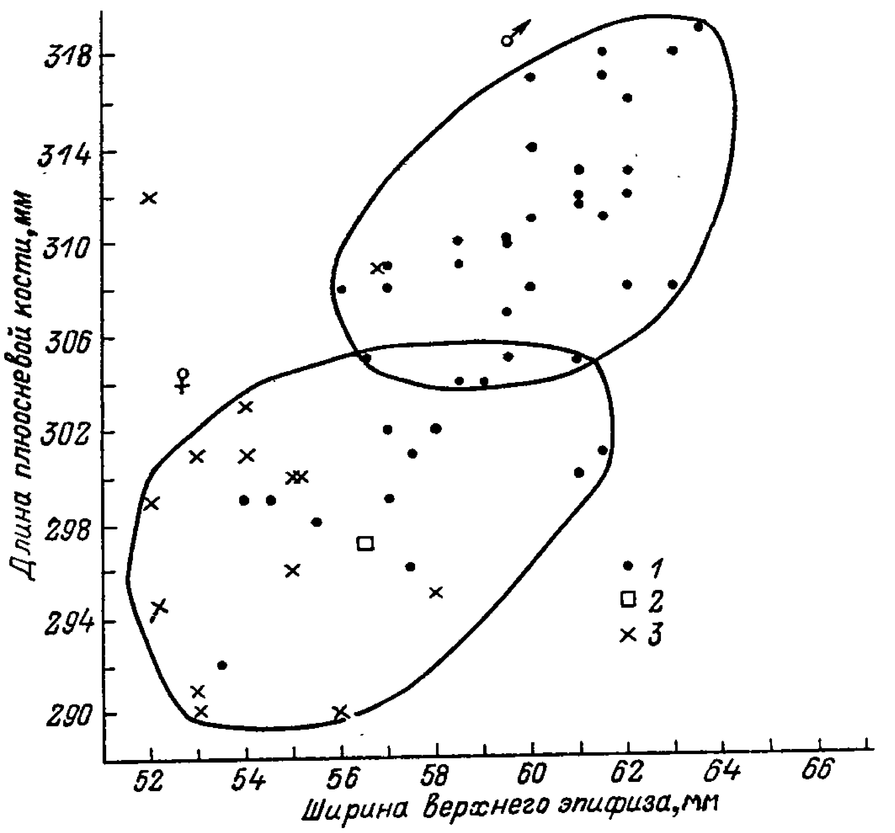


Рис. 17. Размеры плюсневой кости мосбахской лошади:
1 — Мосбах, *2* — Молдавия, *3* — Якутия

3.2. Широкопалая лошадь — *Equus (Equus) latipes* Gromova, 1949 (*E. caballus missi*: Pavlov, 1930, N 9, с. 30; *E. caballus latipes*: Gromova, 1949. Т. 17. Вып. 1, с. 158; *E. caballus chosaricus*: Gromova, 1949. Т. 17. Вып. 1, с. 129; *E. taubachensis*: Vangengeim, 1966. Вып. 162, с. 118; *E. caballus orientalis*: Russanov, 1968, с. 92; *E. remagensis*: Nobis, 1971. P. 42; *E. germanicus*: Forsten, 1995. Ser. B. N 224. P. 6).

Голотип — третья правая передняя фаланга из палеолитической стоянки Костёнки 4 в Воронежской области (Россия) в коллекциях Зоологического института РАН в Петербурге, остеологический № 20664(76).

Эта лошадь известна в Европейской части России, на юге Западной Сибири и в Восточной Сибири со среднего плейстоцена. В позднем плейстоцене ее ареал сократился и ограничился Южным Уралом, Русской равниной и Молдавией. В голоцене она сохранялась еще в центре Русской равнины и, возможно, в Румынии (Кузьмина, 1978, 1980, 1981; Кузьмина, Каспаров, 1987).

Самые многочисленные остатки широкопалой лошади обнаружены при раскопках позднепалеолитических стоянок в с. Костенки Воронежской области на правом берегу Дона. Наиболее древними были признаны слои разных стоянок, соответствующие нижней прослойке гумуса, залегавшей под слоем вулканического пепла. Их возраст — более 35 тыс. лет. Более молодые располагались в слое верхней гумусовой прослойки, выше вулканического пепла. Они образовались 33–25 тыс. лет назад. Самые молодые из позднепалеолитических стоянок относились к толще лессовидного суглинка, залегавшего над гумусовыми прослойками около 24–20 тыс. лет назад (Палеолит Катенковско-Борщевского района, 1982).

Как показали палеоботанические данные Лазукова (1957), Федоровой (1963) и Спиридоновой (1991), прослойкам гумуса соответствовало преобладание лесной растительности: в нижнем слое гумуса отмечены ель и береза, в верхнем древесные представлены дубом, вязом и липой. Напротив, отложения лессовидного суглинка связывались с исчезновением лесной растительности и распространением сухой, степной травянистой растительности. Лошадь была, вероятно, одним из главных объектов охоты позднепалеолитических жителей верхнего Дона. В нижней гумусовой прослойке найдено 1068 костей лошади, в верхней — 8361, в лессе — 1788 обломков. Судя по количеству костных остатков, наиболее благоприятные условия для ее обитания были во время отложения верхней гумусовой прослойки, когда существовали леса преимущественно широколиственных пород.

Череп

Широкопалая лошадь была крупным животным высотой в холке 135–153 см, тяжелого склада, с мощным костяком и широкими копытами. Череп короткомордый, широкий и высокий, основная длина — 488–515 мм. Длина зубного ряда абсолютно и относительно короче, чем у мосбахской лошади. Относительная длина протокона верхних коренных зубов — 47–62% длины зуба (рис. 18, *вклейка*).

Промеры черепа (табл. 16) показали, что более всего он похож на типовой экземпляр № 113/165 колл. ПИН РАН самца хозарской лошади, описанной Громовой (1949) как *E. caballus chosaricus*. Небольшие отличия в ширине черепа в суставных отростках и в высоте черепа, измеренной позади *M3/*, видимо, следует объяснить тем, что формирование зубной системы у костенковского экземпляра еще не закончилось. Донская лошадь имела верхний зубной ряд длиной 161–196 мм, лоб шириной 211–227 мм и мозговую коробку шириной 107–120 мм, а также более высокий череп.

Таблица 16

Размеры черепа и нижней челюсти широкопалой лошади *Equus latipes*

Промеры, мм	*n*	lim	*M* ± *m*
Основная длина черепа	4	488.0–515.0	503.6±5.80
Длина ряда коренных	5	161.0–196.0	184.2±6.35
Ширина хоан	6	38.5–53.0	42.6±2.17
Ширина у заднего края глазниц	5	211.0–227.0	220.6±3.01
Ширина мозговой коробки	5	107.0–120.0	115.4±2.38
Ширина в сочленовных мыщелках	5	202.0–224.0	214.6±4.08
Высота за последним коренным	5	126.0–140.0	132.7±2.60
Высота в основной кости	2	107.0; 120.0	113.5
Длина нижнего ряда коренных	4	172.0–186.0	179.8±3.06
Длина диастемы	1	–	88.0
Длина симфиза	8	86.0–97.0	92.0±1.70
Ширина в резцах	5	68.5–73.6	71.4±1.10
Толщина ветви между P_4 и M_1	6	24.6–29.0	27.2±0.73

В строении верхних коренных зубов, *M1/* и *M2/*, можно отметить довольно острый мезостиль и метастиль. Протокон и метакон узкие и длинные. На задней стенке передней марки первого коренного — 2–3 складочки, причем количество складочек отличается на зубах правой и левой половины черепа. На передней стенке задней марки по 1 складочке. Шпора на *M1/* глубокая и узкая, далеко вдающаяся во внутреннюю долинку; на *M2/* она почти не выражена (рис. 19, *вклейка*). Предкоренные зубы крупнее коренных, причем *P3/* по площади жевательной поверхности приближается к квадрату и имеет более длинный в абсолютном и относительном измерении протокон — 14.8–16.6 мм. Напротив, *P4/* немного вытянут в длину и имеет короткий, напоминающий треугольник, протокон. Его длина 10.6–13.6 мм (табл. 17).

Первые два коренных зуба тоже очень сходны между собой. Их длина колеблется в зависимости от возраста зверя от 25 до 34.5 мм,

Таблица 17

Размеры постоянных зубов верхней челюсти широкопалой лошади *Equus latipes*

Промеры, мм	P^2			P^3			P^4		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Длина	16	35.2–41.5	38.8±0.45	10	29.0–34.0	31.2±0.42	12	28.0–32.5	30.4±0.35
Ширина	16	22.3–28.6	26.1±0.41	10	29.0–31.0	30.5±0.34	12	27.7–30.6	29.6±0.32
Длина протокона	12	8.9–10.8	10.0±0.15	10	14.0–16.6	15.2±0.23	12	10.6–14.3	12.7±0.34
Относит. длина протокона	12	24.3–29.0	26.2±0.37	10	44.7–51.0	48.7±0.82	12	34.0–51.1	41.8±0.90

Промеры, мм	M^1			M^2			M^3		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Длина	16	25.3–33.0	27.4±0.62	12	25.1–34.5	28.0±0.83	11	25.9–31.2	29.1±0.26
Ширина	16	27.2–33.5	29.2±0.38	12	25.2–30.0	28.0±0.41	11	22.8–27.7	25.6±0.52
Длина протокона	16	13.3–16.3	14.6±0.25	12	13.2–17.0	15.2±0.36	11	13.9–18.0	16.3±0.40
Относит. длина протокона	16	46.8–62.2	53.5±1.01	12	44.3–62.3	54.8±1.82	11	47.9–60.2	56.2±0.82

ширина — 25.2–33.5 мм. Длина протокона — 13.3–17.0 мм, т. е. относительная длина протокона составляет 44.3–62.3%. Разделить эти зубы помогает соотношение длины и ширины жевательной поверхности и кривизна зубы. У *M1*/ часто ширина зуба превышает его длину, и он почти прямой, тогда как, у *M2*/ жевательная поверхность более вытянута в длину и тело зуба прогнуто. *M3*/ имеет треугольную форму жевательной поверхности и наиболее прогнутое тело зуба. Относительная длина протокона самая маленькая на *P4*/ (40.3%) и увеличивается как на *P3*/ (49.2%), так и постепенно на *M1*/, *M2*/, *M3*/ (53.8; 55.0; 56.2%).

Вполне сформированные нижние зубные ряды постоянных предкоренных и коренных представлены 11 фрагментами, по 4 из которых можно измерить длину зубного ряда. Она равна 172–186 мм. У очень старой особи, зубы которой стерты почти под корень, длина зубного ряда равнялась 160 мм. У костенковских лошадей эмаль зубов толстая, складчатость слабая. Форма двойной петли — обычная для каballоидных лошадей (Громова, 1959, 1963). Передняя часть петли (метаконид) — округлая, на стебельке с почти параллельными стенками. Задняя часть (метастилид) — почти треугольной формы, с заостренной вершиной; на *M1* он больше похож на сплюснутый, незамкнутый овал. Наружная долинка хорошо развита и глубоко вдается в шейку двойной петли, особенно на коренных зубах, причем шпора на ней почти не развита. Напротив, на предкоренных зубах наружная долинка менее длинная, на ней есть шпора. Талонид последнего коренного *M3* у 32 экз. отличается как по форме, так и по величине. Он был близок к треугольнику или округлый, или складка эмали напоминала восьмерку. Наконец, талонид зуба одной взрослой особи так вытянут в овальную петлю, что длина его составляла треть зуба (табл. 18).

Кости конечностей

Описание костей посткраниального скелета костенковской лошади и их промеров уже встречалось в литературе (Громова, 1949; Кузьмина, 1971; Верещагин, Лазарев, 1977). Обычно использовались небольшие серии костей (по 10–20 экз.) для того, чтобы показать значительность отличий описываемого материала (уральских или якутских позднеплейстоценовых видов) от крупной широкопалой лошади. Для данного описания промерены 1419 костей скелета (Кузьмина, 1980).

Лопатки широкопалой костенковской лошади представлены фрагментами, включающими суставную впадину с лопаточным бугром. Суставная поверхность округла или немного вытянута. Учитывая ширину лопатки и диаметры суставной ямки, можно, по-видимому, говорить о половых отличиях в строении этих костей. Так, наиболее крупные экземпляры (от 99 до 105 мм ширины лопатки при

Таблица 18

Размеры постоянных зубов нижней челюсти широкопалой лошади *Equus latipes*

Промеры, мм	P_2			P_3			P_4		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Длина	28	32.0–40.0	34.5±0.37	34	27.5–33.3	29.8±0.21	30	26.2–30.5	28.8±0.21
Ширина	28	15.0–21.0	17.2±0.24	34	16.8–22.0	19.8±0.20	30	16.6–21.8	18.9±0.19
Длина постфлексида	28	16.0–20.0	17.5±0.18	34	14.0–17.4	15.2±0.13	30	10.4–15.0	13.3±0.19
Относит. длина постфлексида	28	45.5–56.4	50.8±0.45	34	45.6–60.4	51.1±0.52	30	38.2–51.5	46.1±0.64

Промеры, мм	M_1			M_2			M_3		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Длина	38	24.5–31.5	27.4±0.26	41	23.5–33.2	27.1±0.33	35	30.0–39.6	34.0±0.39
Ширина	38	15.5–20.6	18.3±0.20	41	15.2–20.0	17.8±0.19	35	13.0–17.5	15.6±0.17
Длина постфлексида	38	9.0–13.5	11.1±0.17	41	7.2–14.5	10.9±0.29	35	7.3–14.1	11.4±0.26
Относит. длина постфлексида	38	33.7–46.9	40.4±0.49	41	32.4–53.3	40.4±0.76	35	18.4–43.7	34.0±0.97
Длина талонида	–	–	–	–	–	–	32	6.8–14.0	9.1±0.33
Относит. длина талонида	–	–	–	–	–	–	32	21.0–35.9	26.7±0.65

Более крупной суставной поверхности), видимо, принадлежали самцам. Менее крупные (от 91 до 103 мм ширины лопатки с более вытянутой суставной поверхностью) — самкам.

Целые плечевые кости сохранились единично. Чаще всего встречались нижние концы плечевых костей (табл. 19). Соотношение ширины и поперечника нижнего эпифиза плечевых костей позволяет распределить их по полу. Вероятнее всего, что кости, имеющие ширину нижнего эпифиза от 76 до 87 мм при поперечнике от 87 до 96 мм, принадлежат самкам. Кроме того, они чаще встречаются, а известно, что в стаде взрослые кобылы встречаются чаще жеребцов (Соломатин, 1973). В исследованной серии 50 костей отнесены к самкам и 23 — к самцам. К самцам отнесены кости шириной от 82 до 91 мм при поперечнике от 92.5 до 101.0 мм (рис. 20).

Таблица 19

Размеры костей передней конечности широкопалой лошади

Equus latipes

Кость	Промеры, мм	*n*	lim	*M* ± *m*
Лопатка Scapula	Ширина через лопаточной бугор	39	91.2–110.0	99.4±0.79
	Длина суставной поверхности	48	57.0–69.2	62.9±0.50
	Ширина суставной поверхности	47	44.0–57.7	50.1±0.60
Плечевая Humerus	Длина от головки	6	273.0–300.0	285.3±4.78
	Ширина верхнего эпифиза	9	95.7–102.0	97.6±0.73
	Поперечник верхнего эпифиза	10	96.5–111.5	105.0±1.55
	Ширина нижнего эпифиза	91	76.0–91.0	83.5±0.51
	Поперечник нижнего эпифиза	75	86.8–101.0	93.4±1.52
Лучевая Radius	Макс. длина	28	327.0–367.2	352.6±3.00
	Ширина верхнего эпифиза	74	80.0–99.0	91.6±0.72
	Ширина диафиза	35	39.0–47.0	43.1±0.49
	Ширина нижнего эпифиза	107	72.2–88.6	81.8±0.52
Локтевая Ulna	Длина локтевого отростка	33	80.5–99.5	90.7±1.08
	Ширина локтевого отростка	37	45.6–61.8	55.1±0.71
Пястная Metacarpale	Макс. длина	51	219.0–252.0	235.2±1.05
	Ширина верхнего эпифиза	79	50.3–62.3	56.4±0.47
	Ширина диафиза	52	35.0–43.8	39.1±0.49
	Ширина нижнего эпифиза	68	50.0–60.0	55.2±0.44
Фаланга I Phalanx I	Длина	95	76.8–90.0	84.5±0.99
	Ширина верхнего эпифиза	95	57.0–70.0	62.3±0.85
	Ширина диафиза	95	36.8–44.5	40.6±0.22
	Ширина нижнего эпифиза	95	46.2–58.3	50.6±0.92
Фаланга II Phalanx II	Длина	83	35.5–44.0	39.9±0.33
	Ширина верхнего эпифиза	83	52.8–66.0	59.5±0.50
	Ширина диафиза	83	46.5–57.0	51.6±0.40
	Ширина нижнего эпифиза	83	51.0–61.8	56.4±0.49
Фаланга III Phalanx III	Длина	17	55.0–64.2	59.4±1.47
	Ширина суставной поверхности	18	52.7–61.0	56.7±0.95
	Диаметр суставной поверхности	18	28.0–32.6	29.9±0.33
	Макс. ширина	13	95.5–107.8	101.2±1.51

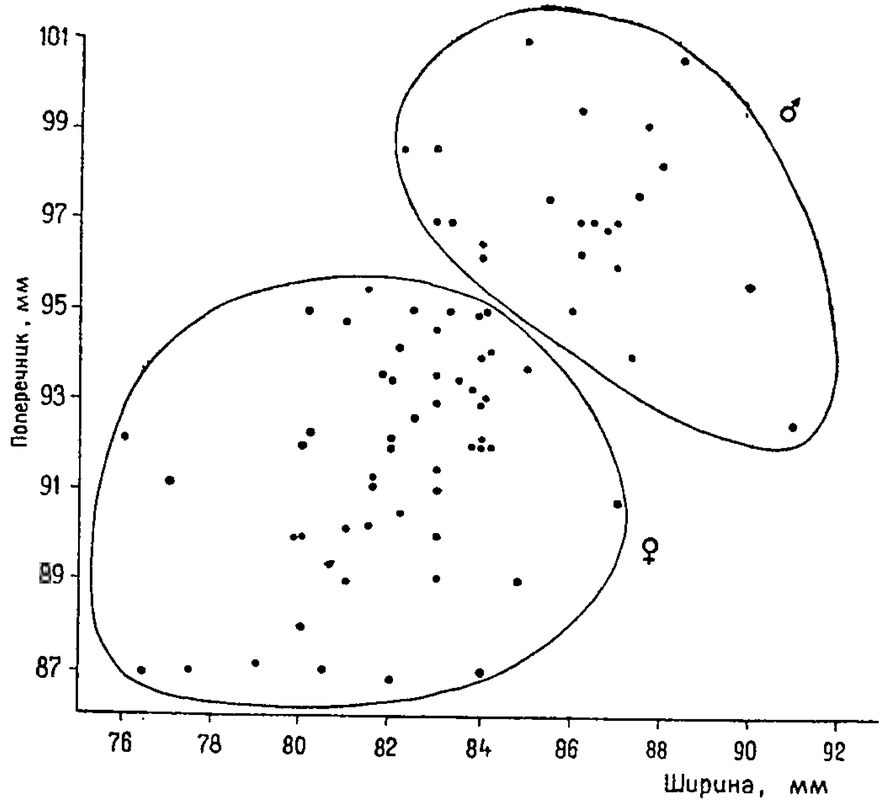


Рис. 20. Размеры нижнего эпифиза плечевой кости широкопалой лошади.

Аналогичная зависимость наблюдается и у современных лошадей Пржевальского. Самки имеют более узкий и тонкий нижний конец плечевой кости, чем самцы.

Целые лучевые кости можно распределить по полу следующим образом. Наиболее вероятно относить к самцам кости длиной 361–367 мм, имеющие более широкий диафиз — 43.5–47.0 мм. Кость длиной 367 мм с узким диафизом 40.2 мм и еще заметным швом на месте соединения нижнего эпифиза с диафизом тоже должна быть отнесена к самцу (рис. 21). К самкам отнесены кости длиной 350–357 мм с шириной диафиза 41.8–46.3 мм. Исходя из такого разделения, у самок ширина верхнего эпифиза составляла 80.0–95.2 мм, у самцов — 92–98 мм. Ширина нижнего эпифиза самок была 75.5–88.0 мм, самцов — 82.0–88.6 мм. Таким образом, величина верхнего и нижнего концов лучевой кости менее связана с полом.

Соотношение длины и ширины локтевого отростка позволяет разделить кости на две группы. Самцам, по-видимому, принадлежали локтевые отростки длиной 90–100 мм и шириной 53–62 мм, самкам — длиной 80–88 мм, шириной 50–57 мм (рис. 22).

Абсолютные размеры пястных костей и относительная ширина диафиза свидетельствовали о большой индивидуальной изменчивости кости. Графическое решение задачи помогло разделить серию на две выборки (табл. 20). Несмотря на захождение крайних величин

ясно, что у самок пястная кость короче и несколько тоньше, чем у самцов.

Бедренной кости было найдено всего 8 целых экз. (табл. 21). У самок ширина нижнего эпифиза могла изменяться от 92 до 98 мм, у самцов — от 96 до 104 мм.

Большая берцовая кость сохранилась только в слое верхнего гумуса. Чаще всего в сборах встречались только ее нижние концы. Можно предположить, что менее широкие берцовые кости с шириной нижнего конца 74–82 мм принадлежали самкам, а более широкие (79–90 мм) — самцам. Длина берцовой кости у самок была 363–369 мм, у самцов — 367–381 мм.

Построение графика позволило разделить таранные и отнести к самкам кости длиной 58.5–65.2 мм при ширине дистального конца 55.5–64 мм, к самцам — кости длиной 64–71 мм при ширине 59–68 мм (рис. 23).

Плюсневые кости взрослых животных распределялись на две группы самцов и самок очень легко. Наиболее значительные отличия отмечены при соотношении длины кости и ширины нижнего эпифиза (табл. 22; рис. 24).

Фаланги были очень многочисленны в сборах на костенковских стоянках. Первые фаланги передней ноги отличаются от тех же

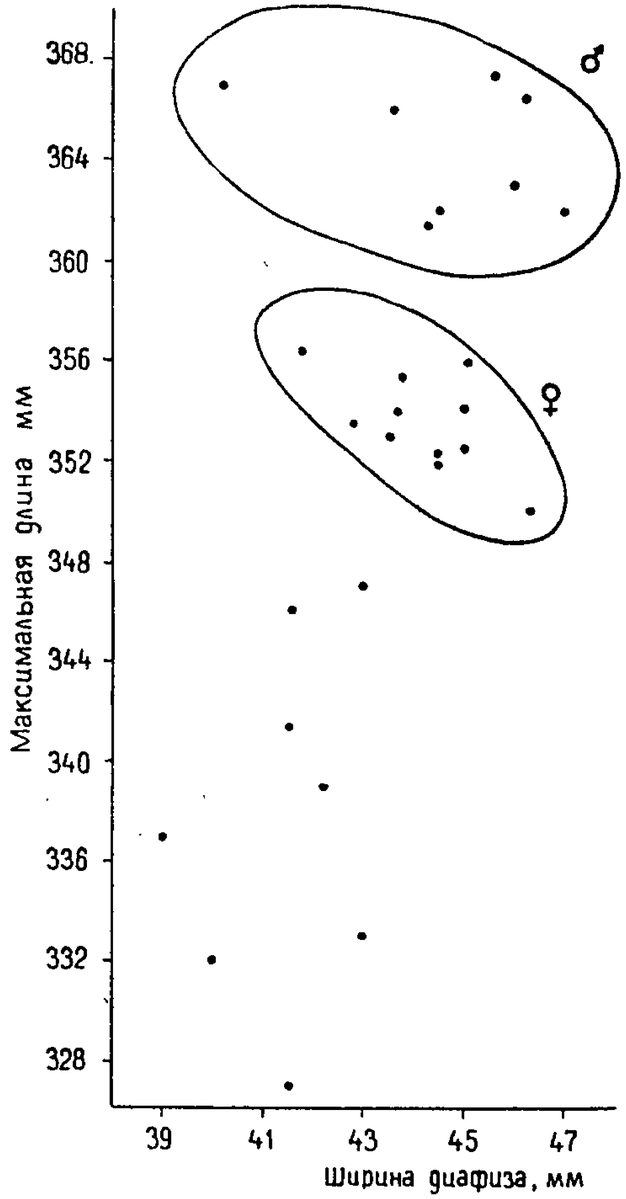


Рис. 21. Размеры лучевой кости широкопалой лошади.

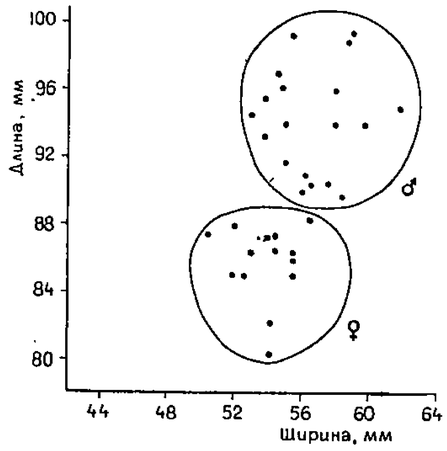


Рис. 22. Размеры локтевого отростка широкопалой лошади.

Таблица 20

Размеры пястных костей широкопалой лошади *Equus latipes*

Промеры	Самки (26 экз.)		Самцы (24 экз.)		*t*
	lim	*M* ± *m*	lim	*M* ± *m*	
Макс. длина кости	219.0–236.0	230.1±0.92	233.2–252.0	240.7±0.83	8.55
Ширина верхнего эпифиза	50.3–61.0	55.4±0.46	53.0–61.0	57.6±0.44	3.44
Ширина диафиза	35.2–41.5	38.2±0.57	35.2–43.8	40.1±0.55	2.40
Ширина нижнего эпифиза	50.0–58.4	54.2±0.42	53.0–60.0	56.3±0.39	3.68
Относит. ширина диафиза, %	15.2–18.3	16.6±0.17	14.8–18.8	16.7±0.23	0.36

Таблица 22

Размеры плюсиевых костей широкопалой лошади *Equus latipes*

Промеры	Самки (18 экз.)		Самцы (21 экз.)		*t*
	lim	*M* ± *m*	lim	*M* ± *m*	
Длина кости	265.8–280.6	275.2±0.87	280.8–291.0	285.4±0.67	9.27
Ширина верхнего эпифиза	51.3–59.0	56.1±0.48	54.5–59.6	56.8±0.35	1.18
Ширина диафиза	32.0–38.6	35.5±0.46	34.0–38.9	36.6±032	1.96
Ширина нижнего эпифиза	52.0–58.8	55.3±0.49	55.0–59.2	56.9±0.30	2.78
Относит. ширина диафиза, %	11.6–14.1	12.9±0.18	11.7–13.7	12.8±0.13	0.44

Таблица 21

Размеры костей задней конечности широкопалой лошади

Equus latipes

Кость	Промеры, мм	*n*	lim	*M* ± *m*
Бедро	Макс. длина	8	366.0–395.5	378.6±3.09
Femur	Ширина нижнего эпифиза	38	93.0–103.8	98.1±0.57
Большая берцовая	Макс. длина	17	352.7–381.0	368.2±1.85
Tibia	Ширина верхнего эпифиза	34	98.0–114.0	104.6±1.23
	Ширина нижнего эпифиза	115	74.0–90.2	80.4±1.28
Таранная	Макс. длина	129	58.5–71.0	64.1±0.33
Astragalus	Ширина дистального конца	128	55.5–68.2	60.8±0.30
Пяточная	Макс. длина	91	102.5–131.0	117.1±1.66
Calcaneus				
Плюсневая	Макс. длина	41	265.8–291.0	281.2±0.98
Metatarsale	Ширина верхнего эпифиза	60	51.3–60.0	56.5±0.25
	Ширина диафиза	39	32.0–38.9	36.2±0.30
	Ширина нижнего эпифиза	43	52.0–59.2	56.0±0.38
Фаланга I	Длина	74	73.6–84.5	79.8±0.43
Phalanx I	Ширина верхнего эпифиза	74	53.5–63.5	59.7±0.45
	Ширина диафиза	74	34.0–41.3	38.3±0.86
	Ширина нижнего эпифиза	74	44.2–52.0	48.0±0.33
Фаланга II	Длина	106	34.2–47.2	42.0±0.49
Phalanx II	Ширина верхнего эпифиза	106	44.0–66.2	58.0±0.49
	Ширина диафиза	106	36.8–54.0	48.7±0.43
	Ширина нижнего эпифиза	106	39.5–58.5	53.4±0.55
Фаланга III	Длина	12	53.0–63.0	59.0±0.95
Phalanx III	Ширина суставной поверхности	12	50.0–57.0	52.8±0.66
	Диаметр суставной поверхности	12	26.0–31.2	29.1±0.46
	Макс. ширина	12	77.2–93.0	88.1±1.51

костей задней более крупными размерами (см. табл. 19, 21; рис. 25, *вклейка*). Они длиннее и шире как в эпифизах, так и в диафизе. Кроме того, у передних I фаланг стенки диафиза почти параллельны, тогда как у I фаланг задней ноги они *X*-образны. Это вызвано постепенным сужением от эпифизов к середине диафиза, где ширина наименьшая. По этому признаку с учетом размеров и были разделены I фаланги на передние и задние. Статистическая обработка самой многочисленной выборки из верхнего гумуса показала, что средние размеры I фаланг передней и задней ноги отличаются достоверно. Коэффициент достоверности различий длины фаланг равен 4.75; ширины нижнего эпифиза — 2.67; ширины диафиза — 3.64. Вторые фаланги передней но

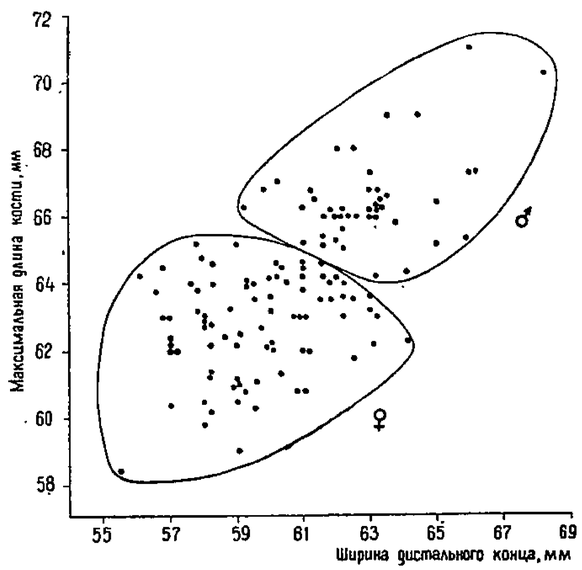


Рис. 23. Размеры таранной кости широкопалой лошади.

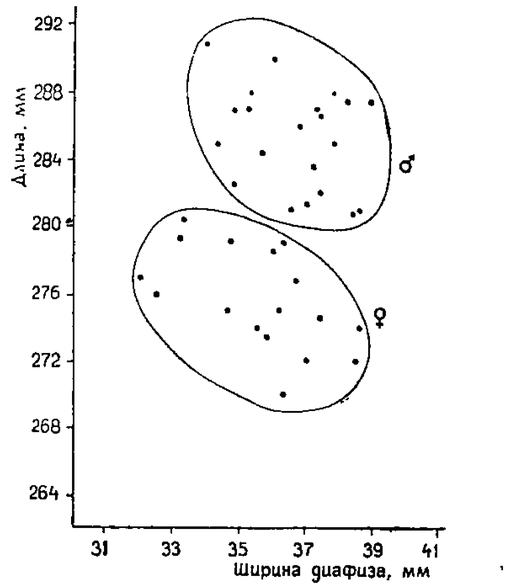


Рис. 24. Размеры плюсневой кости широкопалой лошади.

ги более широкие и низкие, чем аналогичные кости задней ноги. Коэффициент достоверности различий длины второй фаланги передней и задней ноги — 5.71, ширины верхнего эпифиза — 7.14, ширины диафиза — 7.30, ширины нижнего эпифиза — 5.42. Третьи копытные фаланги передней и задней ноги широкопалых лошадей различались преимущественно по длине суставной поверхности ($t = 3.75$) и ширине копытной фаланги (t — 6.88). Соотношение высоты копытной фаланги и длины суставной поверхности разделяло кости на две четкие группы. Более широкие кости передней ноги, у которых длина суставной поверхности колебалась от 52.5–59 мм при высоте до 58 мм, были отнесены к самкам. Более высокие (60–64.5 мм) и широкие (55.5–61 мм) — к самцам. Целых третьих фаланг задней ноги было очень мало. К самкам отнесены кости высотой 53–56 мм при длине суставной поверхности 50–52 мм. К самцам — несколько более широкие (50–53 мм) и высокие (59–63 мм) кости.

Таким образом, на протяжении более чем 15 тыс. лет обитания широкопалой лошади в бассейне Верхнего Дона можно проследить тенденцию к уменьшению как размеров некоторых костей конечностей (лопатки, нижнего эпифиза плечевой кости, фаланг передней и задней конечности), так и всего тела. Уменьшение длины фаланг обеих конечностей свидетельствует или об уменьшении высоты травостоя, или об изменении глубины снега, которые могли особенно сократиться в период отложения лесса при глобальном изменении климата в конце позднего плейстоцена в сторону похолодания и иссушения (Величко, 1973; Верещагин, Кузьмина, 1982).

Географическая изменчивость, история ареала, систематика

По мнению Громовой (1949), в позднем плейстоцене широкопалая лошадь, помимо Дона, обитала также на Десне в Черниговской области (Мезин, Новгород-Северский, Чулатов), в Днепропетровской области (Старый Кодак, Межирич, Канев, Табурище), в Крыму (Киик-Коба, Кош-Коба) и на северном Кавказе (Ильская). Позже Давид (1964) описал широкопалую лошадь из средне- и позднеплейстоценовых отложений Молдавии. Среднеплейстоценовая молдавская лошадь была крупнее донской позднепалеолитической, однако коэффициент достоверности различий не высчитан, так как выборки очень малы. К позднему плейстоцену она измельчала и стала немного меньше костенковской, что установлено при сравнении пределов колебания и средних значений размеров костей. Коэффициент достоверности для большинства сравниваемых промеров не достиг статистически достоверного уровня значимости. Так, различия длины пястной кости составили 1.9; длины плюсны — 1.33; длины I фаланги передней ноги — 1.59; длины I фаланги задней ноги — 1.2. Только ширина диафиза пястной и плюсневой костей молдавской позднепалеолитической лошади была достоверно больше у костенковской и t соответственно равнялось 3.26 и 4.5. Напротив, наибольшая ширина переднего копыта была больше у костенковских лошадей и t равнялось 3.56. Таким образом, отмеченные различия не выше популяционных; и в позднем плейстоцене широкопалые лошади Дона и Молдавии были очень похожи между собой.

Из среднеплейстоценовых лошадей Русской равнины Громова (1949) выделила две географические формы: северную и южную. Северная — более мелкая, в некоторой степени архаичная и, возможно, с более массивными конечностями — *Equus caballus missi* M. Pavl. из Волго-Камского междуречья. Южная — крупная, более тонконогая *E. c. chosaricus* с нижней Волги. По строению черепа обе формы сходны: они короткоморды и широколобы. Размеры костенковского черепа идентичны размерам типового экземпляра хозарской лошади. Различия в размерах костей конечностей камской и хозарской лошадей невелики. Сравнение лошадей этих двух форм с донской показывает их большое сходство в размерах и пропорциях костей скелета.

На Ангаре у с. Воробьево была найдена пяточная кость длиной 127 мм, отнесенная Вангенгейм (1961) к *E. c. chosaricus*. Ни размерами, ни внешним видом она не отличается от пяточных костей донской лошади. Еще какая-то крупная лошадь была описана Вангенгейм (1961) из среднеплейстоценовых отложений р. Алдан в Восточной Сибири как *E. c. subsp. A.* Там были обнаружены таранные, пястные, первые фаланги, пяточные и плюсневые кости. Средние размеры плюсневых костей с Алдана совпадают с размерами донских лоша-

дей, однако длина таранной кости и длина одной плюсневой на 5 мм больше самых крупных костей донских лошадей. Такая же картина в размерах дистального отдела плечевой кости. Из 3 экз. с Алдана один на 6 мм превышает самую крупную кость костенковских лошадей. Берцовые кости, напротив, короче донских на 10–25 мм, тогда как ширина нижнего эпифиза алданских экземпляров укладывается в пределах размеров костей костенковских лошадей. Из тех же среднеплейстоценовых отложений Алдана Русановым (1968) также была определена крупная лошадь, которой было дано название *E. c. orientalis*. Длина и ширина пястных костей этой лошади полностью совпадает с размерами костенковских лошадей. Большое сходство среднеплейстоценовых фаунистических комплексов Восточной Европы и Восточной Сибири и однотипность костей лошадей на всей этой обширной территории позволяют считать, что здесь обитал один вид *Equus latipes* Gromova (рис. 26). В Восточной Европе в среднем плейстоцене он был представлен подвидом *E. l. chosarocus*. В Восточной Сибири в среднем плейстоцене обитал подвид *E. l. orientalis*.

К позднему плейстоцену произошло сокращение ареала этого вида. Он сохранился в центральной части Русской равнины. Новейшими исследованиями установлено, что отдельные популяции его существовали на Южном Урале в Игнатиевской пещере (27500, ИЭРЖ-21; 27620, ИЭРЖ-59; Смирнов и др. 1990) и в Кузнецкой котловине (Форонова, 1990) *. Здесь обитал подвид *E. l. latipes*. На север он доходил, по-видимому, до Владимирской области. В известной стоянке Сунгирь Вангенгейм (1966) описала лошадь *Equus caballus cf. taubachensis*, которую она сближала с *E. c. germanicus* и *E. c. latipes*, но не решалась отнести ни к одной из этих форм, а нашла больше сходства с лошадью из Центральной Европы. Сравнение пропорций и размеров костей сунгирской лошади с костенковскими показало их полное совпадение. На юг подвид *E. l. latipes* распространялся, включая Молдавию. На Украине, в бассейне Десны широкопалая лошадь была несколько мельче позднеплейстоценовой лошади Дона и Молдавии (Белан, 1985, 1986). Как далеко на запад была распространена *E. l. latipes*, пока не ясно. В Румынии в позднеплейстоценовых отложениях описана *E. germanicus*, остатки которой встречались там и в голоценовых отложениях (Macarovici et Semaka, 1969). В Западной Европе в позднем плейстоцене существовала крупная лошадь *Equus caballus germanicus*, у которой Громова (1949) находила много общего с широкопалой донской лошадью, поэтому, может быть, и в Румынии еще сохранились остатки нашей *latipes*. Нобис (Nobis, 1971), изучавший ископаемые остатки лошадей в Западной Европе и в

* И. В. Форонова при описании позднеплейстоценовых лошадей Кузнецкой котловины в 1982 г. отнесла их к *E. latipes* Gromova 1949; в 1990 г. она применила к ним название *E. taubachensis*, что следует рассматривать как синонимы.

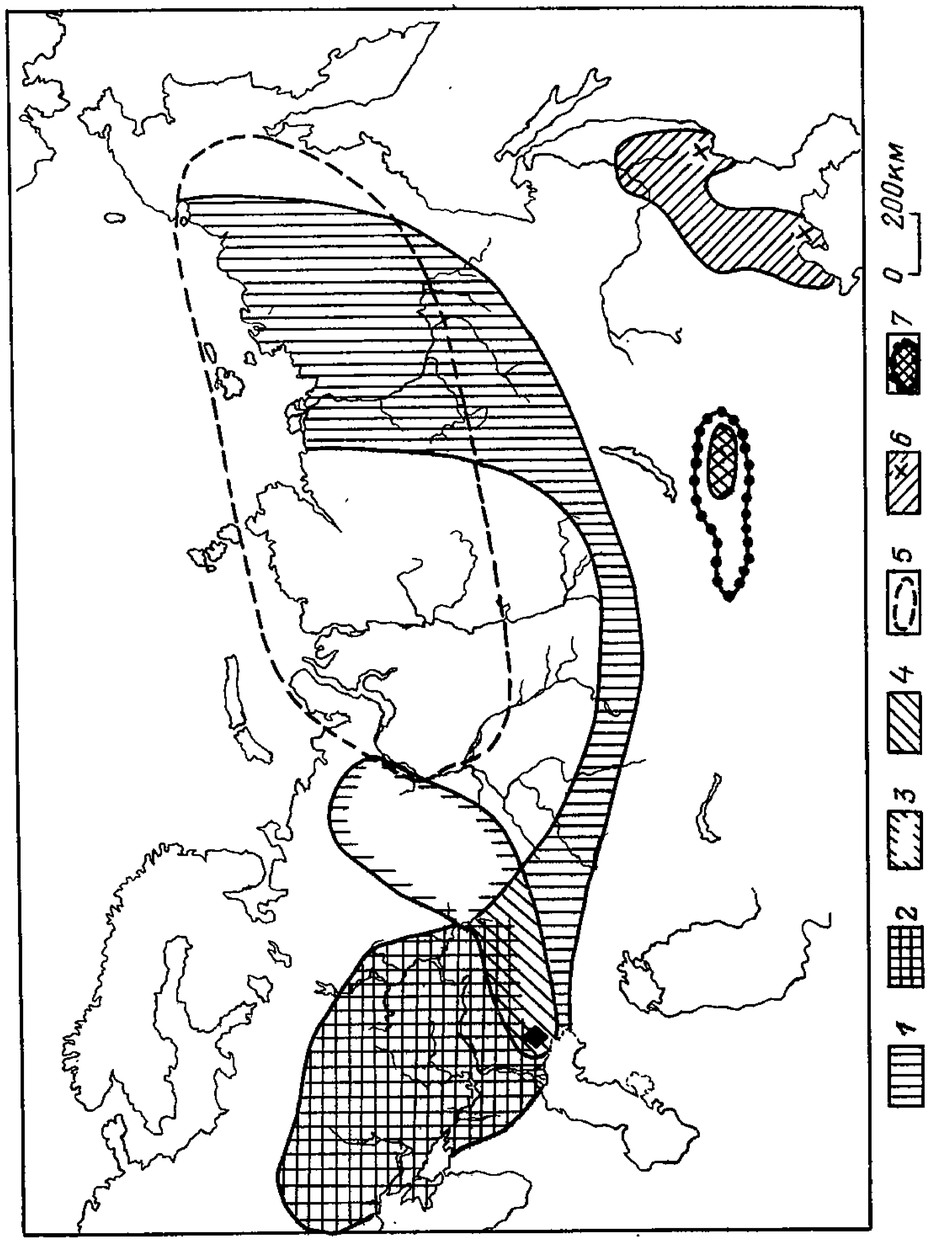


Рис. 26. Ареалы настоящих лошадей подрода *Equus*:
1 — ареал *E. latipes* в среднем плейстоцене; *2* — *E. latipes* в позднем плейстоцене; *3* — *E. uralensis* в позднем плейстоцене; *4* — *E. uralensis* в голоцене; *5* — *E. lenensis* в позднем плейстоцене; *6* — *E. dalianensis* в позднем плейстоцене; *7* — *E. przewalskii* в конце XIX века и в 40-х годах XX века

коллекциях Зоологических институтов Петербурга и Киева, считает *E. germanicus* Nehring, 1884 сборным видом, который должен быть разделен на два. Более древние лошади — *E. achenheimensis* Nobis, 1971. Более поздние должны быть отнесены к *E. remagensis* Slorkowski, 1938. Широкопалая лошадь Русской равнины, по его мнению, является подвидом этой последней. Учитывая обширность ареала широкопалой лошади в Евразии и длительность ее существования, принять предложение Нобиса затруднительно. Таким образом, по моим представлениям, вид включает следующие подвиды: *latipes* Gromova, 1949 (поздний плейстоцен, возможно, голоцен, Русская равнина, Южный Урал, Кузнецкая котловина); *chosaricus* Gromova, 1949 (средний плейстоцен, Среднее и Нижнее Поволжье); *orientalis* Russanov, 1968 (средний плейстоцен, Восточная Сибирь).

В отложениях синих глин и серо-зеленых суглинков Кузнецкой котловины, датируемых средним плейстоценом, одновременно с широкопалой лошадью найдены остатки гиены *Crocuta spelaea* Goldf., малого пещерного медведя *Spelaearctos rossicus* Boriss., пещерного льва *Panthera spelaea* Goldf., хозарского мамонта *Mammuthus chosaricus* Dubrovo, шерстистого носорога *Coelodonta antiquitatis* Blum., благородного *Cervus elaphus* L. и гигантского оленей *Megaloceros giganteus* Blum., лося *Alces alces* L., крупного бизона *Bison priscus* Boj., свидетельствовавших об относительно мягком климате, лесных и степных стациях обитания.

Благодаря изучению Зубаковым (1986) глобальных климатических событий плейстоцена, можно охарактеризовать природную обстановку, в которой обитали широкопалые лошади в среднем плейстоцене. Около 120 тыс. лет назад на Таймыре, северо-востоке Азии и на севере Канады температура воздуха в зимнее время была на 10–12° выше современной. На Русской равнине температуры повышались на 3–5°, тогда как в Западной Европе изменения были не более 1–2°.

Повышение летних температур на большей части Западной и Восточной Сибири составляло 3–4°; на северо-востоке Азии, севере Якутии и Таймыре потепление достигало 5–6°. Отличительной чертой климата являлось уменьшение континентальности и увеличение влажности. Годовые суммы осадков возрастали на 200–300 мм, т. е. на 50% по сравнению с современными.

В позднем плейстоцене в бассейне Дона широкопалая лошадь обитала совместно с зайцем *Lepus tanaiticus* Gureev, волком *Canis lupus* L., песцом *Alopes lagopus* L., рысью *Lynx* sp., росомахой *Gulo gulo* L., пещерным львом *Panthera spelaea* Goldf., мамонтом *Mammuthus primigenius* Blum., шерстистым носорогом *Coelodonta antiquitatis* Blum., благородным (*Cervus elaphus* L.) и северным (*Rangifer tarandus* L.) оленями и другими видами в лесо-степных ландшафтах с хвойными и широколиственными породами (Верещагин, Кузьмина, 1979; Палеогеография Европы, 1982).

3.3. Уральская лошадь — *Equus (Equus) uralensis* Kuzmina, 1975 (*E. caballus uralensis* Kuzmina, 1975. Вып. 43. с. 67)

Голотип — осевой череп из пещеры "Черные кости" Пермской области в коллекции Зоологического института РАН в Петербурге, остеологический № 29724.

В результате геологических исследований и археологических раскопок, проведенных преимущественно в пещерах Северного, Среднего и Южного Урала, собран обширный палеонтологический материал, насчитывающий более 1700 костей уральской лошади. Я принимала участие в раскопках в Медвежьей пещере на Северном Урале, в пещере Тайн, в гротах Близнецова, "Черные Кости" и "Столбовом" на Среднем Урале и в других пунктах с 1961 по 1980 гг. Основная масса ископаемых остатков, собранных в результате этих раскопок, поездок и экспедиций хранится в Зоологическом институте РАН в Петербурге.

Изучение костных остатков уральской лошади началось в 60-е годы при обработке обширных палеонтологических сборов из Медвежьей пещеры на Северном Урале. Первоначально было установлено, что позднеплейстоценовая лошадь Северного Урала достоверно отличалась от широкопалой лошади Русской равнины (Кузьмина, 1971). Позже, после находки и изучения черепа лошади из пещеры "Черные Кости" в Пермской области уральская лошадь была выделена в самостоятельный подвид *Equus caballus uralensis* Kuzmina (1975). Сравнение промеров черепа и костей скелета уральской лошади с аналогичными промерами ленской лошади показало их несомненные отличия (Кузьмина, 1977). При составлении Каталога млекопитающих СССР (1981) проведено некоторое упорядочение в систематике подрода настоящих лошадей, и несколько подвидов стали рассматриваться как виды.

Установлено, что уральская лошадь обитала на Урале в позднем плейстоцене, а в среднем голоцене — в Северном Прикаспии, в междуречье Волги и Урала (Кузьмина, 1988). Она была среднего размера, высотой в холке 125–150 см, относительно легкой конституции, с длинным, узким и низким черепом. Эмаль ее зубов была тоньше, чем у широкопалой лошади. Относительная длина протокона верхних коренных зубов колебалась от 44 до 66% длины зуба. Морфологически она хорошо отличалась как от широкопалой, так и от ленской лошадей.

Череп

В 1968 г. во время археологических раскопок под руководством О. Н. Бадера, во входном гроте пещеры "Черные Кости", на берегу небольшой р. Анюши, относящейся к бассейну Чаньвы, в Пермской области, на западных склонах Среднего Урала был найден череп лошади, сильно поврежденный при раскопках. Благодаря тщательной реставрации он был восстановлен. Осевой череп взрослой особи ока-

зался без значительной части теменной кости, дистальной части носовых, наружной части левой верхнечелюстной, задней части небной кости. Отсутствовали также решетчатая кость, сошник, крыловидная и передняя часть клиновидной кости (рис. 27, *вклейка*). Тем не менее, можно было сделать наиболее важные промеры черепа (табл. 23).

Таблица 23

Размеры черепа и нижней челюсти уральской лошади *Equus uralensis*

Промеры, мм	
Основная длина черепа	517.0
Кондилобазальная длина	543.0
Длина морды от prostion до ближайшей точки края глазницы	330.0
Длина P^2–M^3	175.5
Длина диастемы	103.0
Ширина лба у заднего края глазниц	214.0
Ширина заглазничного сужения	84.0
Ширина в суставных отростках	207.0
Наибольший поперечник глазницы	67.0
Высота черепа позади M^3	118.0
Мин. высота черепа в основной кости	104.0
Длина нижней челюсти ($n = 3$), в среднем 441.0	430.0–448.0
Длина зубного ряда с резцами	293.5
Длина ряда коренных ($n = 5$), в среднем 176.2	165.0–180.0
Длина диастемы	100.0; 102.0
Длина симфиза	85.0
Ширина в резцах	67.0
Высота перед P_2	59.0
Высота между P_4 и M_1	81.0
Высота за M_3	110.0
Толщина ветви между P_4 и M_1	27.5

Череп принадлежал жеребцу в возрасте около 8 лет, что установлено по методике Корневен и Лесбр (1932). Все швы на черепе срослись; клыки хорошо развиты и начали стираться; резцы в профиль изгибаются плавной дугой; в верхней челюсти они — с хорошо развитой чашечкой. Череп отличался узостью лба и мозговой коробки и приближался по этим промерам к арабской лошади (Кузьмина, 1975). Кроме того, найдены еще 5 фрагментов черепа с полностью сохранившимися верхними рядами коренных. Размеры верхнего ряда *P2/–M3/* лошадей из Предуралья составляли 172–178 мм, в среднем 175.6 мм. В двух случаях сохранилась альвеола *P1/*, и тогда длина верхнего ряда коренных составляла 172–184 мм, в среднем 178 мм. Длина 2 экз. из гротов Безымянный и Зотинский из Зауралья была 154 и 170 мм, в среднем 167 мм.

Предкоренные зубы были крупнее коренных. Парастиль и мезостиль сильно выступали за контур зуба, у *P3/* и *P4/* — слегка сплюснуты и имеют небольшую выемку. Передняя марка в нижнем углу имеет глубокую складочку, вдающуюся в переднюю марку и почти достигающую передней наружной лопасти — паракона. Этот признак прослеживается на всех предкоренных и коренных, за исключением *P2/* и *M3/*. На передней стенке задней марки центральная складочка сильно развита, так что она отчленяет нижнюю часть задней марки в виде крестообразной ямки, особенно на предкоренных. Внутренняя долинка имеет сильно развитую шпору, особенно ярко выраженную на предкоренных зубах (рис. 28, 29, *вклейка*). Протокон на коренных зубах узкий, плоский и длинный; на предкоренных *P3/* и *P4/* — несколько раздут в задней половине. Относительная длина протокона равномерно увеличивается от *P2/* к *M3/* (табл. 24).

Нижние челюсти представлены полными правой и левой ветвями от одной особи и еще 5 фрагментами от взрослых особей. Несколько челюстных ветвей сохранилось от жеребят разного возраста на стадии трех молочных предкоренных, на стадии прорезания первого и второго коренных. Размеры нижней челюсти представлены в табл. 23. Эмаль нижних коренных зубов уральской лошади тоньше, чем у широкопалой лошади. Передняя часть двойной петли — метаконид — на подкоренных зубах напоминает равносторонний треугольник с закруглениями на вершинах, на коренных — округлой формы. Метастилид почти треугольной формы, с заостренной вершиной. Наружная долинка хорошо развита и глубоко вдается в шейку двойной петли, особенно на коренных зубах, причем шпора на ней не развита. На предкоренных зубах наружная долинка менее длинная, только приближается к шейке двойной петли, и шпоры на ней нет. Размеры постоянных зубов нижней челюсти представлены в табл. 25. Талонид последнего коренного зуба при слабой степени стирания был всего 6 мм длиной, что составляло 17–18% длины зуба. Иногда он был крестообразной формы. На средне и сильно стертых *M3/* он достигал 7–10 мм, что соответствовало 20.9–28.7% длины зуба, т. е. талонид последнего коренного зуба уральской лошади был относительно короче талонида широкопалой лошади.

Кости конечностей

Кости конечностей уральской лошади частично уже описаны (Кузьмина, 1971, 1975, 1985). Размеры костей передней конечности указаны в табл. 26.

Лопатки лошадей немногочисленны в сборах. Из них наиболее крупными по всем промерам оказались лопатки зауральских лошадей, мельче были лопатки североуральских животных и самые мелкие — из пермской популяции.

Целые плечевые кости были найдены только на Среднем Урале, причем зауральские оказались более длинными, чем предуральские.

Таблица 24

Размеры постоянных зубов верхней челюсти уральской лошади *Equus uralensis*

Промеры, мм	P^2			P^3			P^4		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Длина	11	27.5–40.0	37.3±1.06	17	26.2–32.2	29.9±0.38	22	24.6–32.8	29.4±0.39
Ширина	11	23.2–28.5	25.2±0.47	17	25.5–31.8	28.6±0.33	22	23.6–29.5	27.3±0.38
Длина протокона	11	8.4–10.5	9.2±0.21	17	10.6–15.0	12.8±0.27	22	12.0–15.4	13.5±0.23
Относит. длина протокона, %	11	22.3–31.3	24.7±0.82	17	34.8–53.4	428±1.10	22	37.8–52.1	46.0±0.73

Промеры, мм	M^1			M^2			M^3		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Длина	10	23.6–28.2	26.6±0.45	15	22.3–28.5	25.5±0.37	15	24.2–32.2	29.3±0.52
Ширина	10	28.0–29.0	28.5±0.29	14	25.6–29.2	27.1±0.28	15	22.5–26.0	24.5±0.25
Длина протокона	10	12.5–14.2	13.4±0.18	15	11.6–15.2	13.4±0.29	14	13.6–17.3	15.4±0.34
Относит. длина протокона, %	10	48.9–51.1	50.5±0.35	15	44.6–59.5	52.7±1.10	14	44.6–66.1	53.0±1.58

Таблица 25

Размеры постоянных зубов нижней челюсти уральской лошади *Equus uralensis*

Промеры, мм	P_2			P_3			P_4		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Длина	10	30.6–34.5	32.8±0.39	4	26.8–29.0	28.1±0.48	5	25.5–28.2	26.9±0.48
Ширина	10	15.2–18.2	16.8±0.32	4	16.7–20.0	18.7±0.70	5	17.5–20.5	19.0±0.55
Длина постфлексида	10	15.0–18.0	16.2±0.39	4	11.2–14.6	13.6±0.84	5	10.0–13.5	12.7±0.67
Относит. длина постфлексида, %	10	45.8–56.2	49.6±1.21	4	41.8–53.1	48.5±2.61	5	39.1–51.9	46.7±2.08

Промеры, мм	M_1			M_2			M_3		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Длина	7	24.0–26.4	24.9±0.34	7	24.8–27.2	25.8±0.37	14	31.0–36.5	33.4±0.47
Ширина	7	17.0–19.3	17.8±0.34	7	15.6–18.2	16.9±0.42	14	14.0–16.3	15.2±0.21
Длина талонида	–	–	–	–	–	–	12	7.0–10.0	8.4±0.34
Относит. длина талонида, %	–	–	–	–	–	–	12	20.9–28.7	25.2±0.72
Длина постфлексида	7	7.3–9.6	8.8±0.44	7	8.0–11.0	9.6±0.47	10	9.0–13.8	11.3±0.46
Относит. длина постфлексида, %	7	30.4–40.0	35.4±1.64	7	32.2–40.7	37.1±1.42	10	28.6–43.1	35.3±1.26

Таблица 26

Размеры костей передней конечности уральской лошади
Equus uralensis

Кость	Промеры, мм	*n*	lim	*M* ± *m*
Лопатка	Ширина через лопаточный бугор	9	85 0–103.0	93.1±2.40
Scapula	Длина суставной поверхности	9	47.3–64.0	55.1±1.38
	Ширина суставной поверхности	9	47.0–61.5	53.9±1.23
Плечевая	Длина от головки	8	249.0–280.0	272.3±5.18
Humerus	Ширина нижнего эпифиза	18	72.0–84.0	74.4±1.55
	Поперечник нижнего эпифиза	17	81.0–98.5	88.6±2.09
Лучевая	Макс. длина	11	312.0–362.0	332.8±5.71
Radius	Ширина верхнего эпифиза	13	80.0–91.0	84.9±1.76
	Ширина диафиза	10	39.0–44.5	41.3±0.77
	Ширина нижнего эпифиза	12	73.0–82.0	77.1±1.16
Пястная	Макс. длина	28	201.–228.0	217.0±2.10
Metacarpale	Ширина верхнего эпифиза	109	48.0–54.5	51.1±0.62
	Ширина диафиза	26	31.5–39.0	35.9±0.75
	Ширина нижнего эпифиза	28	47.5–55.5	50.8±0.65
Фаланга I	Длина	33	72.0–86.2	77.8±1.50
Phalanx I	Ширина верхнего эпифиза	31	54.0–62.0	58.4±0.62
	Ширина диафиза	33	36.5–43.0	38.8±0.38
	Ширина нижнего эпифиза	33	44.0–52.0	47.6±0.55
Фаланга II	Длина	21	35.5–42.0	38.0±0.70
Phalanx II	Ширина верхнего эпифиза	22	52.2–58.5	55.8±0.75
	Ширина диафиза	22	45.0–52.0	48.7±0.82
	Ширина нижнего эпифиза	19	48.2–56.5	52.6±0.80
Фаланга III	Длина	13	47.5–60.0	54.2±1.76
Phalanx III	Длина суставной поверхности	13	48.5–56.0	52.3±1.11
	Ширина суставной поверхности	13	26.0–31.5	28.4±0.85
	Макс. ширина	12	91.0–102.0	95.0±1.61

Соотношение ширины и поперечника нижнего эпифиза плечевой кости было сходно для всех трех сравниваемых популяций, хотя кости лошадей с Северного Урала были немного мельче остальных. Это же соотношение позволило разделить плечевые кости по полу (Кузьмина, 1982). Самкам, по всей вероятности, принадлежали кости длиной 249–273 мм при ширине нижнего эпифиза 72.8–78.0 мм и поперечнике 81–89 мм. К самцам отнесены плечевые кости длиной 274–280 мм при ширине нижнего эпифиза 80–84 мм и поперечнике 91–98.5 мм (рис. 30, табл. 27). Вычисленный коэффициент достоверности различий подтверждает правильность сделанного разделения.

Целые лучевые кости были собраны преимущественно в пещерах Пермской области, и еще 2 экз. известны из Екатеринбургской

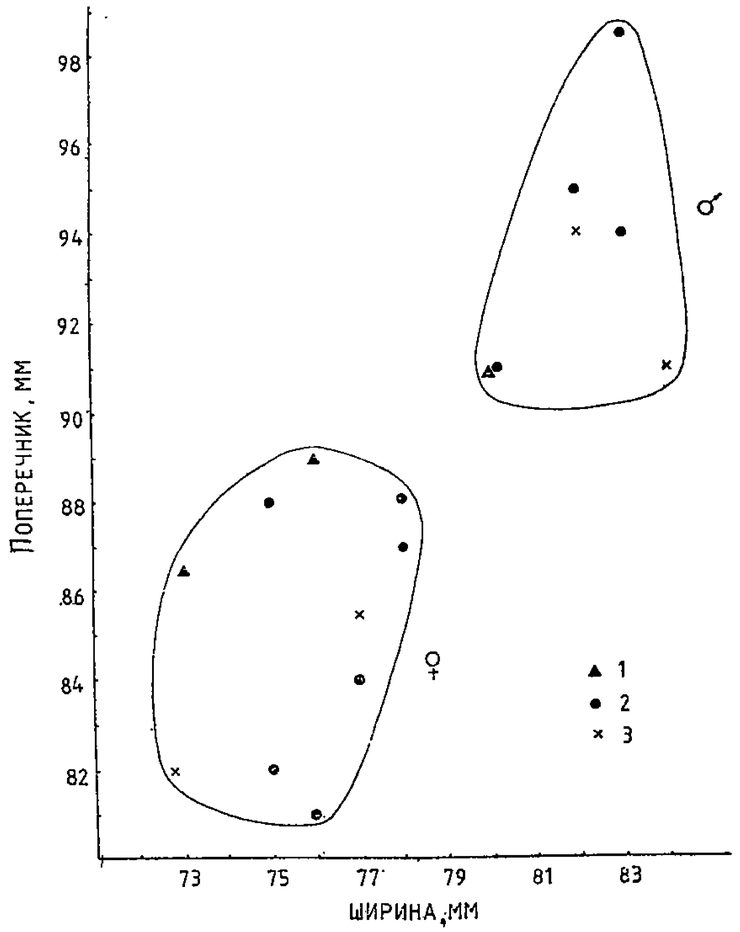


Рис. 30. Размеры нижнего эпифиза плечевой кости уральской лошади:
1 — Северный Урал; *2* — Средний Урал, Предуралье; *3* — Средний Урал, Зауралье.

и Челябинской областей. На Северном Урале найдены только верхний и нижний концы лучевых. Сравнение размеров костей лошадей из трех популяций показало, что наиболее крупные лучевые были у животных из Предуралья. К самкам можно было отнести лучевые длиной 318–330 мм при ширине верхнего эпифиза 78–86 мм, ширине диафиза 39–41 мм, ширине нижнего эпифиза 73–77 мм. Кости самцов были крупнее. Длина лучевых самцов была 338–362 мм. Соответственно шире были эпифизы и диафиз (рис. 31, табл. 28). Разделение лучевых костей лошадей по полу дало статистически достоверные результаты.

Таблица 27

Размеры плечевых костей уральской лошади *Equus uralensis*

Промеры, мм	Самки (10 экз.)		Самцы (7 экз.)		*t*
	lim	*M* ± *m*	lim	*M* ± *m*	
Длина кости	249.0–273.0	260.8±5.23	274.0–280.0	277.0±1.29	3.00
Ширина нижнего эпифиза	72.8–78.0	75.8±0.58	80.0–84.0	82.0±0.58	7.56
Поперечник нижнегоэпифиза	31.0–89.0	85.3±0.91	91.0–98.5	93.5±1.05	5.90

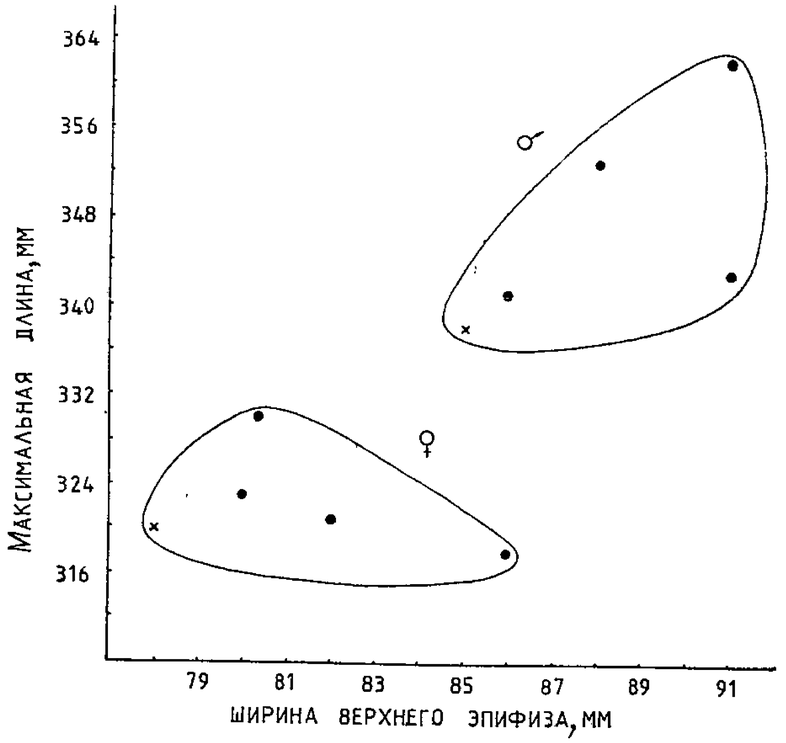


Рис. 31. Размеры лучевой кости уральской лошади.
Обозначения как на рис. 30.

Локтевая кость из Предуралья имела в длину 83 мм. Ширина локтевого отростка равнялась 58 мм. По-видимому, она принадлежала самке.

При сравнении размеров пястной кости лошадей Северного Урала, Предуралья и Зауралья кажется, что особи северной популяции ближе к Предуральским, а зауральские мельче. Если же учесть половой состав попавших в выборки костей животных, окажется, что из северной популяции рассматриваются 4 самки и 2 самца, в предуральской — 4 самки и 5 самцов, а в зауральской — 11 самок и 2 самца (рис. 32). Таким образом, измельчание зауральских животных может быть кажущимся, так как в выборке оказалось больше самок, чем самцов.

К самкам были отнесены пястные кости длиной 201–218 мм при ширине верхнего эпифиза 48.0–54.5 мм, к самцам — длиной 221–228 мм

Таблица 28

Размеры лучевых костей уральской лошади *Equus uralensis*

Промеры, мм	Самки (5 экз.)		Самцы (5 экз.)		*t*
	lim	*M* ± *m*	lim	*M* ± *m*	
Длина кости	318.0–330.0	322.4±2.06	338.0–362.0	347.4±4.48	5.12
Ширина верхнего эпифиза	78.0–86.0	81.9±1.87	85.0–91.0	88.2±1.24	3.41
Ширина диафиза	39.0–41.0	40.2±0.48	40.0–44.5	42.6±0.83	2.50
Ширина нижнего эпифиза	73.0–77.0	74.6±0.99	75.0–82.0	78.1±1.16	2.29

и шириной верхнего эпифиза 49.0–55.5 мм. Эти размеры дали статистически достоверные отличия (*t* равен 8.18 и 3.24 соответственно). Различия в ширине диафиза и ширине нижнего эпифиза не достигли статистически достоверного уровня (табл. 29). Таким образом, у самок наиболее крупными были особи из североуральской и зауральской популяции, а у самцов — предуральские.

Фаланги передней и задней конечностей рассмотрим вместе, после трубчатых костей задней конечности.

Целые бедренные кости были очень малочисленны в сборах — на Северном Урале и в Зауралье найдено всего по 1 кости и 2 в Предуралье. Наиболее крупный экземпляр длиной 365 мм оказался с Северного Урала, мельче (длиной 355 мм) был из Зауралья, а предуральские кости были еще короче — 347 и 353 мм (табл. 30). Однако выборки слишком малы, чтобы судить о географической и половой изменчивости.

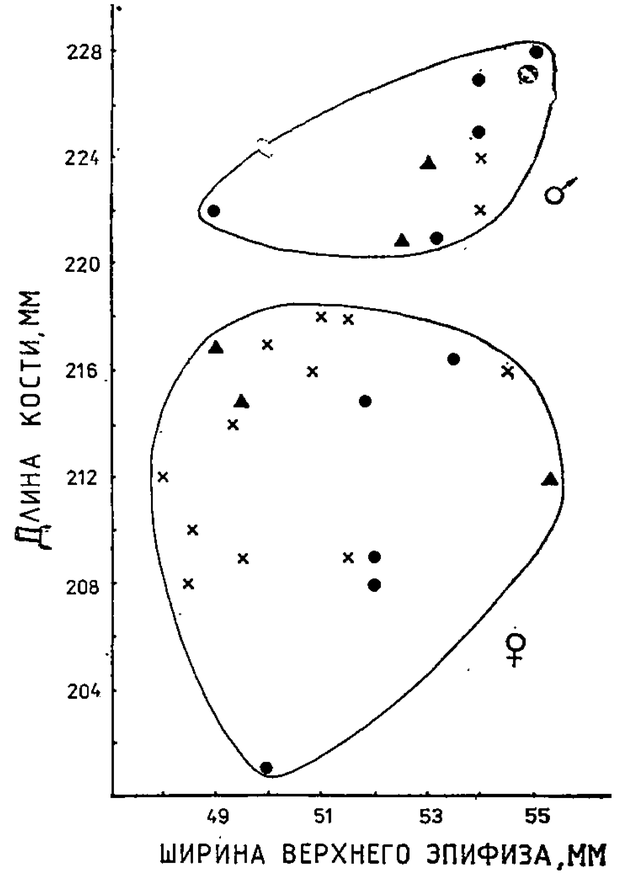


Рис. 32. Размеры пястной кости уральской лошади.
Обозначения как на рис. 30.

Большая берцовая кость чаще сохранялась целой, чем бедренная, особенно нижний конец кости. Самые мелкие кости были найдены на Северном Урале, несколько крупнее в Зауралье и самые крупные — в Предуралье. По соотношению ширины и толщины нижнего эпифиза большой берцовой кости можно разделить найденные ископаемые остатки по полу (рис. 33). Тогда получается, что самкам принадлежали кости шириной 64.0–75.2 мм при толщине 42.0–48.5 мм, а самцам — шириной 74–84 мм и толщиной 47–51 мм. Коэффициент достоверности различий более 6 подтвердил правильность разделения (табл. 31).

Целые пяточные кости с приросшим верхним эпифизом встречались изредка. На Северном Урале найдены всего 2 экз., на Среднем Урале — по 3 экз. (в Предуралье и Зауралье). Чаще встречались пяточные кости с поврежденными (погрызенными) или неприросшими верхними эпифизами. Наиболее крупные пяточные кости найдены

Таблица 29

Размеры плечевых костей уральской лошади *Equus uralensis*

Промеры, мм	Самцы			Самки			t
	n	lim	M±m	n	lim	M±m	
Длина кости	9	221.0–228.0	223.8±0.92	19	201.0–218.0	212.6±1.02	8.18
Ширина верхнего эпифиза	9	49.0–55.5	53.2±0.58	19	48.0–54.5	50.8±0.46	3.24
Ширина диафиза	8	33.0–39.0	36.9±0.74	18	31.5–39.0	35.5±0.43	1.65
Ширина нижнего эпифиза	9	49.0–55.5	51.8±0.72	19	47.5–53.6	50.4±0.40	1.71

Таблица 31

Размеры больших берцовых костей уральской лошади *Equus uralensis*

Промеры, мм	Самцы			Самки			t
	n	lim	M ± m	n	lim	M ± m	
Длина кости	4	347.0–376.0	356.8±6.58	2	330; 340	335.0	3.31
Ширина верхнего эпифиза	3	97.0–103.0	100.0±0.82	2	95; 96	95.5	5.48
Ширина нижнего эпифиза	11	74.0–84.0	78.6±0.92	17	64.0–75.2	70.6±0.81	6.56
Поперечник нижнего эпифиза	11	47.0–51.0	49.1±0.35	17	42.0–48.5	45.7±0.42	6.30

Таблица 30

Размеры костей задней конечности уральской лошади *Equus uralensis*

Кость	Промеры, мм	n	lim	M ± m
Бедро	Макс. длина	4	347.0–365.0	354.8
Femur	Ширина нижнего эпифиза	7	85.0–92.0	90.3±0.89
Большая берцовая	Макс. длина	9	318.0–376.0	347.5±7.44
Tibia	Ширина верхнего эпифиза	9	84.0–103.0	95.2±2.43
	Ширина нижнего эпифиза	32	64.0–84.0	74.4±1.44
	Поперечник нижнего эпифиза	27	42.0–51.0	46.9±0.66
Пяточная	Макс. длина	8	101.2–112.0	106 7±1.38
Calcaneus	Ширина суставной поверхности	28	45.0–58.5	52 1±0.89
Таранная	Макс. длина	40	51.8–66.0	59.1±0.69
Astragalus	Ширина дистального конца	40	50.5–63.0	55.9±0.78
Плюсневая	Макс. длина	38	246.0–286.0	263.5±2.45
Metatarsale	Ширина верхнего эпифиза	49	46.0–59.0	52.9±0.72
	Ширина диафиза	36	29.0–37.0	33.9±0.55
	Ширина нижнего эпифиза	38	46.5–58.5	52.6±0.69
Фаланга I	Длина	28	68.8–81.0	73.8±1.08
Phalanx I	Ширина верхнего эпифиза	27	50.5–63.0	56.1±0.91
	Ширина диафиза	28	33.0–37.5	35.6±0.35
	Ширина нижнего эпифиза	27	42.5–47.5	44.1±0.40
Фаланга II	Длина	16	35.5–41.5	39.0±0.57
Phalanx II	Ширина верхнего эпифиза	16	47.5–57.5	53.6±0.88
	Ширина диафиза	16	40.5–47.8	44.6±0.76
	Ширина нижнего эпифиза	16	43.0–52.2	49.3±0.83
Фаланга III	Длина	14	50.0–59.5	55.5±1.47
Phalanx III	Длина суставной поверхности	15	44.5–53.0	49.6±1.06
	Ширина суставной поверхности	15	26.0–29.0	27.5±0.65
	Макс. ширина	12	73.0–89.0	83.8±1.51

в Предуралье: длиной 109–112 мм при ширине суставной части 50.0–58.5 мм. Самыми мелкими были кости из Зауралья — длиной 101.2–107.0 мм и шириной 45–56 мм; североуральские занимали промежуточное положение. Связать с полом разные размеры костей оказалось затруднительно.

Таранные кости обычны в палеонтологических сборах. В трех сравниваемых популяциях наиболее мелкие кости оказались на Северном Урале, немного крупнее — в Зауралье, и самые крупные были найдены в Предуралье. Анализ соотношения длины и ширины позволил отнести к самкам таранные кости длиной 51.8–60.0 мм при ширине 50.5–57.5 мм; к самцам — длиной 59–66 мм и шириной 56–63 мм. Коэффициент достоверности различий, равный почти 6 и 7, подтвердил правильность разделения (рис. 34, табл. 32).

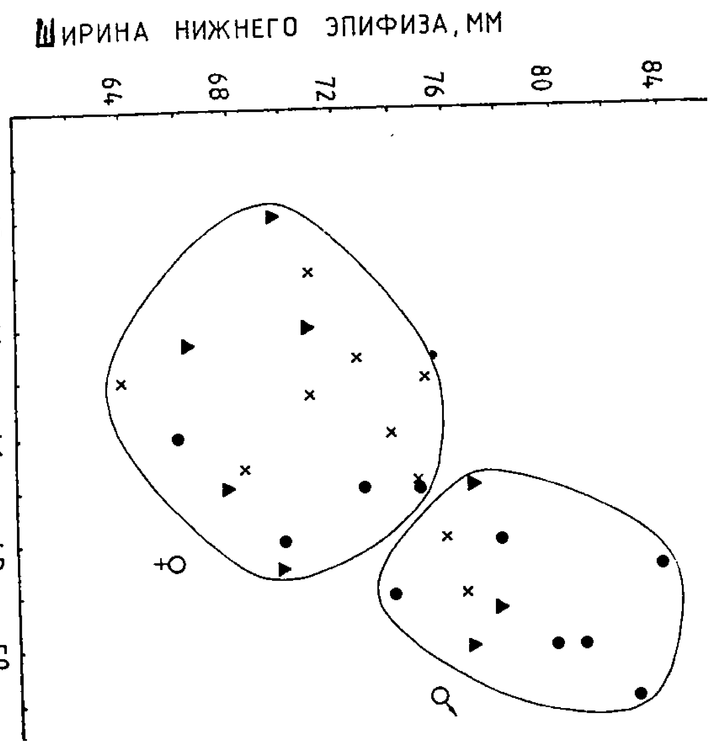


Рис. 33. Размеры нижнего эпифиза большой берцовой кости уральской лошади.
Обозначения как на рис. 30

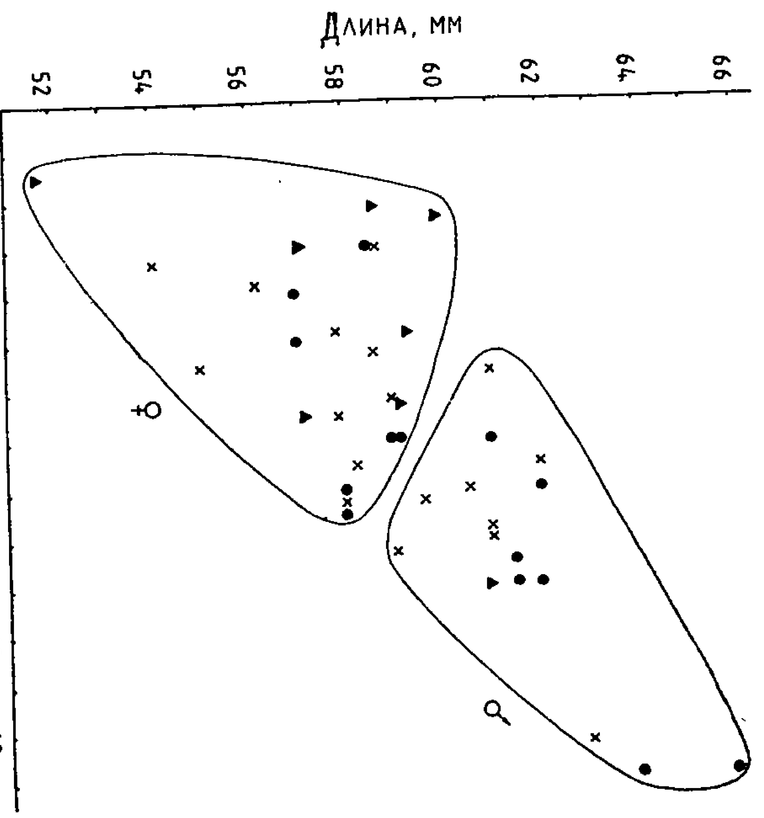


Рис. 34. Размеры таранной кости уральской лошади.
Обозначения как на рис. 30.

Таблица 32

Размеры таранных костей уральской лошади *Equus uralensis*

Промеры, мм	Самки (24 экз.)		Самцы (16 экз.)		*t*
	lim	*M*±*m*	lim	*M*±*m*	
Длина кости	51.8–60.0	57.6±0.38	59.0–66.0	61.5±0.42	6.96
Ширина дистального конца	50.5–57.5	54.1±0.42	56.0–63.0	58.5±0.61	5.95

Таблица 33

Размеры плюсневых костей уральской лошади *Equus uralensis*

Промеры, мм	Самки (19 экз.)		Самцы (19 экз.)		*t*
	lim	*M*±*m*	lim	*M*±*m*	
Длина кости	246.0–262.2	255.8±0.94	263.0–286.0	271.4±1.45	9.02
Ширина верхнего эпифиза	47.0–55.5	51.4±0.55	50.0–59.0	54.7±0.52	4.40
Ширина диафиза	29.0–37.0	33.0±0.56	32.0–36.5	34.8±0.31	2.86
Ширина нижнего эпифиза	46.5–55.0	51.1±0.54	49.0–58.5	53.9±0.49	3.84

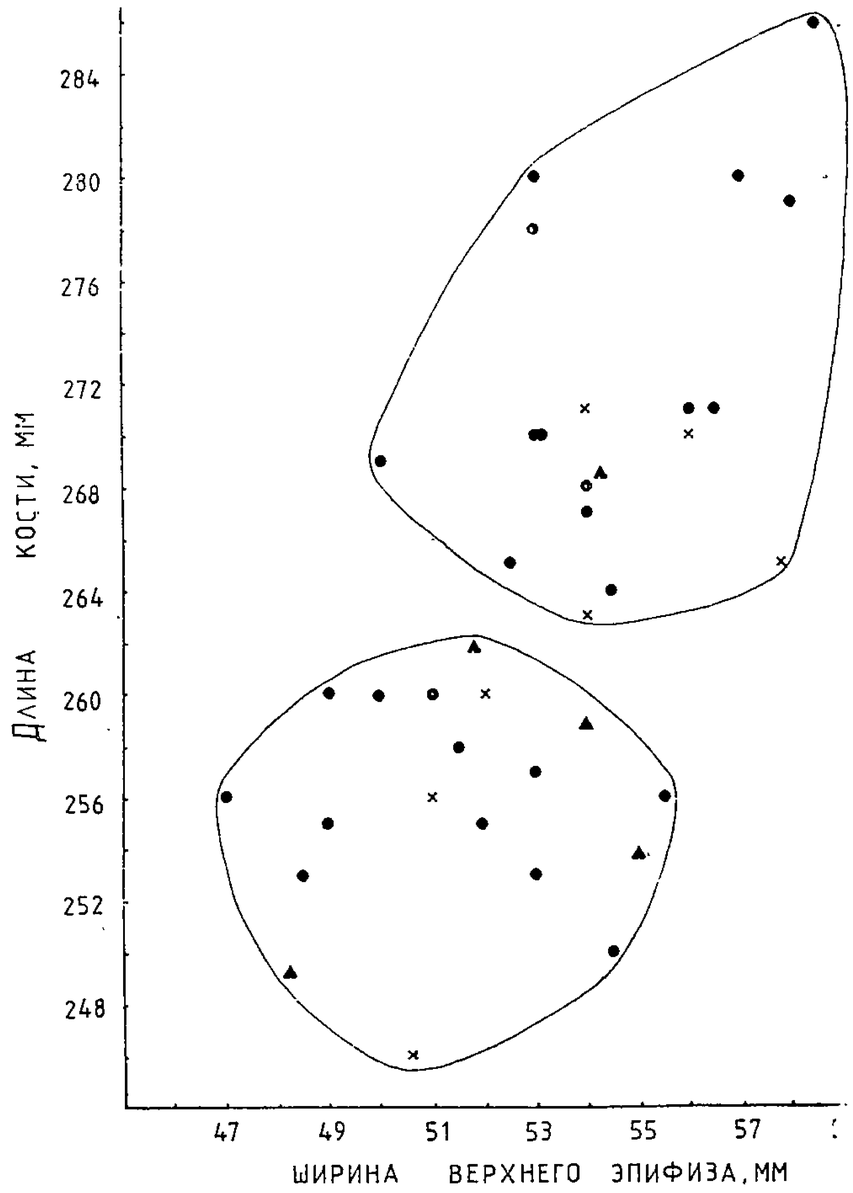


Рис. 35. Размеры плюсневой кости уральской лошади.
Обозначения как на рис. 30.

Плюсневые кости лошадей обычно хорошо сохраняются в четвертичных отложениях. Наиболее массовыми в сборах и более крупными были кости из Предуралья. Их длина колебалась от 250 до 286 мм. Короче были кости из Зауралья (длиной 246–271 мм). Самые мелкие, североуральские плюсневые, достигали 249–268.6 мм. Попытка разделить кости по полу была успешной (рис. 35, табл. 33). К самкам отнесены кости длиной 246.0–262.2 мм при ширине верхнего эпифиза 47.0–55.5 мм, к самцам — плюсневые длиной 263–286 мм при ширине верхнего эпифиза 50–59 мм. Коэффициент достоверности различий был очень высок, особенно для длины костей. Ширина верхнего и нижнего эпифизов также показала статистически достоверные отличия.

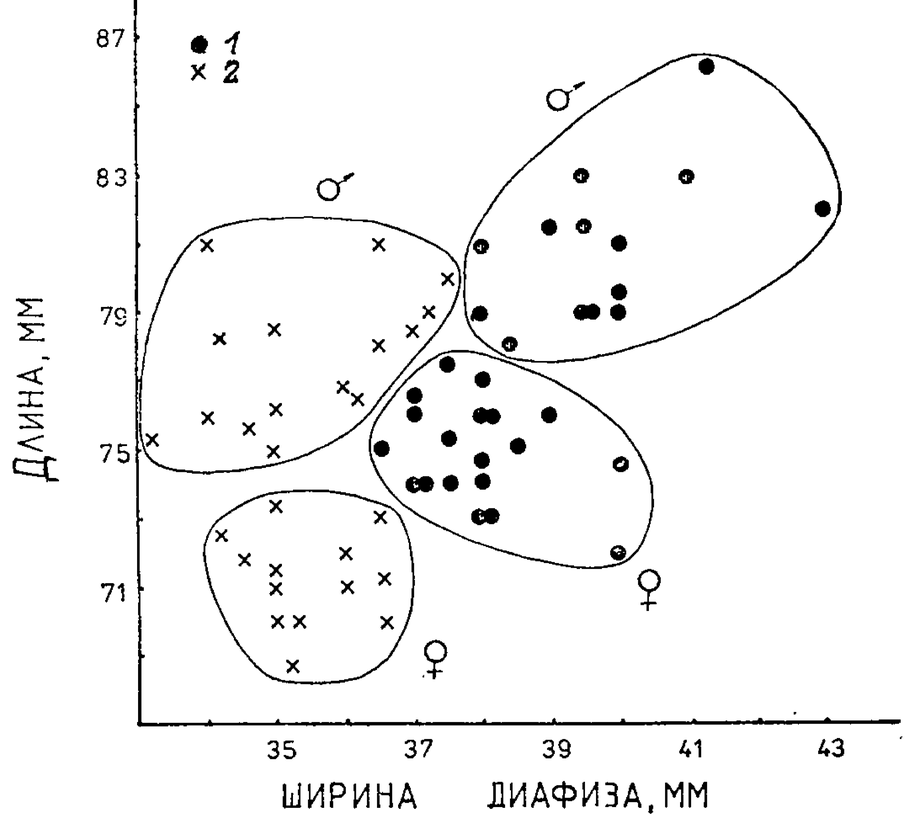


Рис. 36. Размеры первой фаланги передней (*1*) и задней (*2*) ноги уральской лошади.

Фаланги лошади обычны в палеонтологических сборах на Урале. Разделить первые фаланги на передние и задние помогла форма костей и их размеры. Первые фаланги передней ноги имеют параллельные стенки диафиза, тогда как у фаланг задней ноги они сужаются к середине диафиза, поэтому у передних фаланг задних ног ширина диафиза в середине наименьшая. На задней стенке первой фаланги передней конечности *V*-образная шероховатость составляет две трети длины кости. Она опускается своей врешиной значительно ниже середины кости, тогда как на костях задних ног она чуть больше половины, незначительно опускаясь ниже середины кости.

Первые фаланги передней ноги у самок достигали размеров 72.0–77.5 мм в длину при ширине диафиза 36.5–40.0 мм, у самцов 75.0–86.2 мм в длину при ширине диафиза 38–43 мм. Различия статистически достоверны (рис. 36, табл. 34). Установлено, что на Северном Урале собраны первые фаланги передних ног 2 самок и 6 самцов, а в Предуралье — 7 самок и 4 самцов, в Зауралье — 9 самок и 6 самцов, поэтому средние значения размеров кости различных географических популяций Урала можно сравнивать параллельно, отдельно для самцов и отдельно для самок. Такое сравнение показало, что больше всего сходства у самцов Северного Урала и Зауралья. Первые фаланги этих животных выше и стройнее. У лошадей из Предуралья эти кости ниже и шире. Такая же закономерность проявилась при сравнении костей самок этих же популяций.

Первые фаланги задней конечности отличались от передних не только формой, но и размерами. Сравнение было проведено отдельно между самками и самцами. Оно показало, что у самок длина первых фаланг передней конечности выше, чем у этих же костей задних ног в среднем на 3.7 мм ($t = 7.25$). У самцов в этом промере разница меньше. Она достигала 2.8 мм ($t = 3.29$). Наибольшие различия отмечены в ширине диафиза. У самок они составляли 2.4 мм, у самцов — 4.2 мм ($t = 7.5$ и 8.57 соответственно). Сравнение размеров верхнего и нижнего эпифизов показало, что больше различий в ширине нижнего эпифиза; коэффициент достоверности различий достигал у самок 4.6, у самцов 6.72. Тем самым статистически подтверждена правильность рис. 36.

Первые фаланги задней ноги у самок достигали длины 68.8–73.4 мм при ширине диафиза 34.2–36.6 мм, у самцов 75–81 мм длиной и 33.0–37.5 мм ширины диафиза. Различия были достоверны ($t = 10.16$) только для длины первой фаланги. Остальные размеры кости были сходны у самцов и самок (рис. 36, табл. 35).

Отличать вторые фаланги передних и задних ног нетрудно, так как они различны по форме. Вторые фалаги передних ног относительно низкие и широкие, а задних ног — выше и уже. Вторые фаланги передних ног у самцов и самок отличаются размерами. К самкам отнесены кости длиной 35.5–38.8 мм при ширине диафиза 45.0–50.3 мм, к самцам длиной 38.2–42.0 мм при ширине диафиза 49.6–52.0 мм. Различия достигали статистически достоверного уровня не только по этим промерам, но и в ширине верхнего эпифиза (табл. 36).

На Северном Урале найдены вторые фаланги 4 самок и 2 самцов, в Предуралье — 5 самок и 2 самцов, в Зауралье — 6 самок и 3 самцов. Во всех популяциях количество самок вдвое превышало число самцов. Сравнение средних размеров показало, что более высокими и узкими были вторые фаланги передних ног на Северном Урале и в Зауралье. В Предуралье они были короче и шире.

Вторые фаланги задних ног у самцов и самок отличались размерами. К самкам отнесены кости длиной 35.5–39.0 мм при ширине диафиза 40.5–47.8 мм, к самцам длиной 40.0–41.5 мм при ширине диафиза 41.8–47.8 мм (табл. 37). Половой состав сравниваемых выборок был следующим. На Северном Урале найдены вторые фаланги задних ног 1 самки и 2 самцов, в Предуралье — 4 самок и 1 самца, в Зауралье — 7 самок и 1 самца. Сравнение размеров этих костей самцов показало, что самыми мелкими, низкими и узким ибыли кости из Зауралья. Средние размеры костей самок трех сравниваемых популяций выявили ту же закономерность.

Третьи фаланги передних ног отличались от таких же костей задних ног тем, что они выше и шире (рис. 37). К самкам отнесены фаланги высотой 47.5–55.6 мм при ширине копыта 91–96 мм, к самцам высотой 58–60 мм при ширине копыта 95–102 мм. Материал невелик, чтобы сделать выводы о географической изменчивости этой кости, однако самые узкие третьи фаланги были из Зауралья.

6 Заказ 743

Таблица 34

Размеры первой фаланги передней ноги уральской лошади *Equus uralensis*

Промеры, мм	Самки (18 экз.)		Самцы (16 экз.)		t
	lim	$M \pm m$	lim	$M \pm m$	
Сагиттальная длина по переднему краю	72.0–77.5	74.9±0.35	75.0–86.2	80.5±0.68	7.37
Ширина верхнего эпифиза	54.0–60.3	57.4±0.42	55.0–62.0	59.0±0.50	2.42
Ширина диафиза	36.5–40.0	37.9±0.23	38.0–43.0	39.6±0.35	4.15
Ширина верхнего эпифиза	44.0–49.0	46.6±0.36	45.0–52.0	48.4±0.47	3.15

Таблица 35

Размеры первой фаланги задней ноги уральской лошади *Equus uralensis*

Промеры, мм	Самки (13 экз.)		Самцы (15 экз.)		t
	lim	$M \pm m$	lim	$M \pm m$	
Сагиттальная длина по переднему краю	68.8–73.4	71.2±0.37	75.0–81.0	77.7±0.52	10 16
Ширина верхнего эпифиза	50.0–59.3	54.8±0.80	53.5–63.0	56.9±0.71	1.98
Ширина диафиза	34.2–36.6	25.5±0.22	33.0–37.5	35.4±0.35	0.24
Ширина нижнего эпифиза	42.8–47.5	44.3±0.35	42.5–46.5	44.5±0.34	0.41

Таблица 36

Размеры второй фаланги передней ноги уральской лошади *Equus uralensis*

Промеры, мм	Самки (15 экз.)		Самцы (7 экз.)		*t*
	lim	*M*±*m*	lim	*M*±*m*	
Сагиттальная длина по переднему краю	35.5–39.0	36.8±0.27	38.2–42.0	39.8±0.44	5.77
Ширина верхнего эпифиза	52.2–57.5	54.8±0.40	57.0–58.5	57.7±0.23	6.30
Ширина диафиза	45.0–50.3	47.7±0.41	49.6–52.0	50.9±0.41	5.52
Ширина нижнего эпифиза	48.2–56.0	51.8±0.54	52.0–56.5	53.7±0.79	1.98

Таблица 37

Размеры второй фаланги задней ноги уральской лошади *Equus uralensis*

Промеры, мм	Самки (12 экз.)		Самцы (4 экз.)		*t*
	lim	*M*±*m*	lim	*M*±*m*	
Сагиттальная длина по переднему краю	35.5–39.0	38.1±0.34	40.0–41.5	40.7±0.34	5.42
Ширина верхнего эпифиза	47.5–56.0	52.8±0.64	52.0–57.4	54.6±1.14	1.37
Ширина диафиза	40.5–47.0	44.3±0.59	41.8–47.8	45.4±1.27	0.78
Ширина нижнего эпифиза	43.0–51.0	48.8±0.66	46.2–52.2	49.5±1.27	0.49

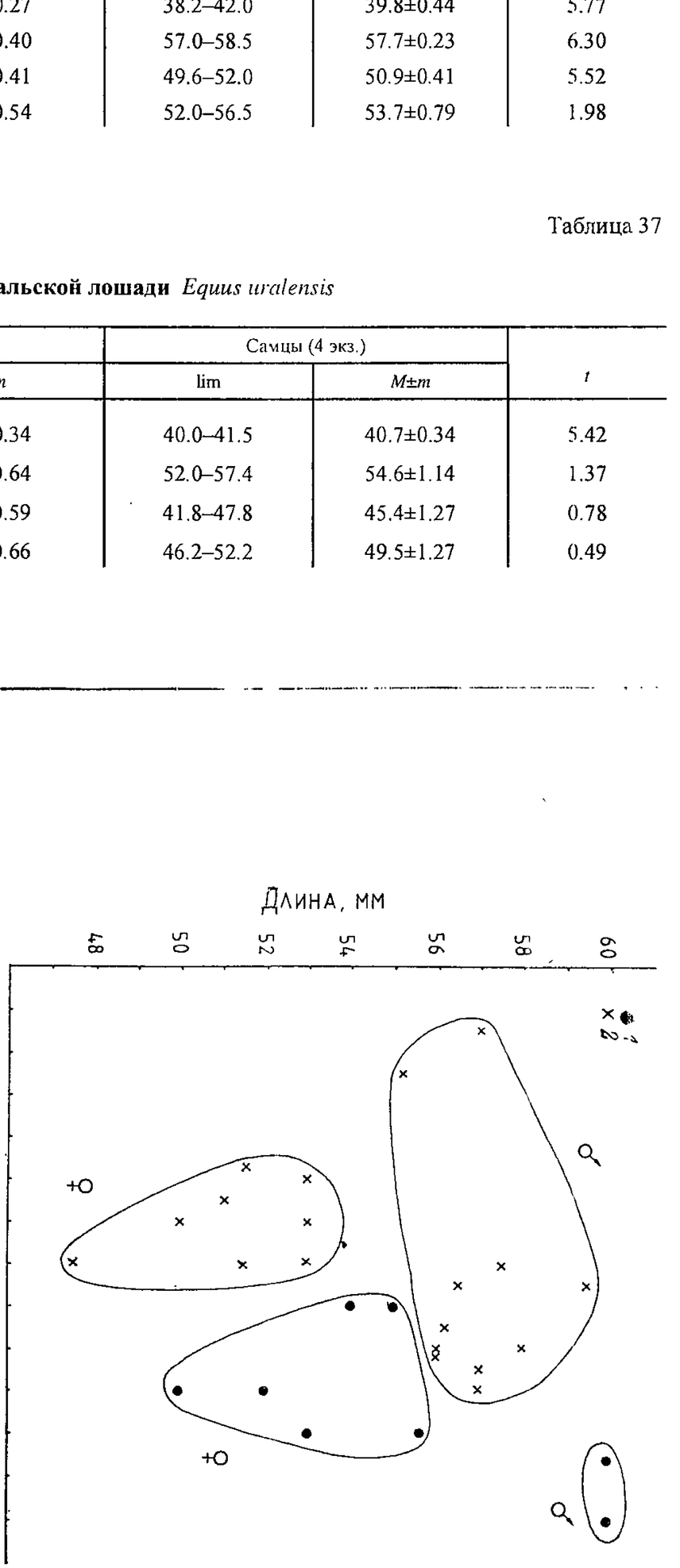


Рис. 37. Размеры третьей фаланги передней (*1*) и задней (*2*) ноги уральской лошади.

Из третьих фаланг задних ног к самкам отнесены кости высотой 50.0–53.0 мм при ширине копыта 73–89 мм, к самцам — высотой 55.0–57.5 мм при ширине копыта 80–89 мм. Самыми широкими эти кости были в Предуралье, уже на Северном Урале и в Зауралье.

Географическая изменчивость, ареал, систематика

Сравнение размеров костей конечностей уральской лошади из трех популяций показало, что в позднем плейстоцене на Урале обитал хорошо охарактеризованный морфологически вид (см. рис. 26). Географическая изменчивость проявилась в увеличении длины верхнего зубного ряда и в укрупнении большинства костей дистального отдела конечностей у животных из Предуралья. Североуральские и, в особенности, зауральские лошади имели более узкие кости конечностей. Вероятнее всего, это связано с обитанием в более сухом, континентальном климате. Более крупные размеры лошадей Предуралья и более широкие фаланги этих животных свидетельствуют, что они обитали в более мягком, влажном климате, на менее твердом грунте, который связан с большей облесенностью местности. Это подтвер-

ждает сделанные ранее выводы, полученные при сравнении видового состава и относительной численности млекопитающих на западных и восточных склонах Среднего Урала (Кузьмина, 1982). В связи с этими отличиями лошадей из Предуралья можно отнести к подвиду *Equus uralensis uralensis*, а лошадей Северного Урала и Зауралья — к другому, *E. u. levis subsp.* nov.

Для подвида *E. u. uralensis* характерно следующее. Поскольку типовой экземпляр черепа имел неполный зубной ряд, описан правый верхний зубной ряд взрослой особи, колл. № 31607(25) ЗИН РАН, Пермская область, пещера Теплая, поздний плейстоцен.

Диагноз. Основная длина верхнего ряда коренных 177 мм (см. рис. 28, *вклейка*), с альвеолой *P*1/ — 180 мм. Длина и ширина *P*2/ — 37 мм и 26 мм соответственно; длина и ширан *P*3/ — 30 и 29 мм, длина протокона 12.8 мм (42.7%); длина и ширина *P*4/ — 30.5 мм и 29.2 мм, длина протокона 13.8 мм (45.2%); длина и ширина *M*1/ — 25.6 мм и 29 мм, длина протокона 12.8 мм (50%); длина и ширина *M*2/ — 25.5 мм и 27.3 мм, длина протокона 13 мм (51%); длина и ширина *M*3/ — 28 мм и 23.7 мм, длина протокона 17 мм (60.7%). Относительно короткие лопатки и плечевые, более длинные лучевые, пястные, большие берцовые, пяточные, таранные и плюсневые (табл. 38).

Материал. Три фрагмента верхней челюсти с полным рядом коренных зубов, 7 нижних челюстных ветвей, 90 изолированных зубов, 492 кости посткраниального скелебта.

Геологический возраст. Поздний плейстоцен.

Распространение. Предуралье, бассейн Камы.

Для подвида *E. u. levis* характерно следующее.

Голотип. Правый верхний зубной ряд взрослой особи, колл. № 31800(75) ЗИН РАН, из грота Безымянного Сухоложского района Екатеринбургской области, поздний плейстоцен.

Диагноз. Основная длина верхнего зубного ряда коренных 170 мм (см. рис. 29, *вклейка*). Альвеола *P*1/ отсутствует. Длина и ширина *P*2/ — 39 мм и 24.5 мм соответственно; длина и ширина *P*3/ — 27.3 мм и 27.2 мм, длина протокона 12.7 мм (46.5%); длина и ширина *P*4/ — 27 мм и 29 мм, длина протокона 12.3 мм (45.6%); длина и ширина *M*1/ — 23.6 мм и 28 мм, длина протокона 12.5 мм (53%); длина и ширина *M*2/ — 22.3 мм и 26 мм, длина протокона 12 мм (53.8%); длина и ширина *M*3/ — 31 мм и 25 мм, длина протокона 15.5 мм (50%). Относительно крупные лопатки и плечевые, более короткие лучевые, пястные, большие берцовые, пяточные, таранные и плюсневые кости (см. табл. 38). Различия очевидны, но статистически достоверный уровень выявлен только в размерах пяточных костей и копытных фаланг.

Материал. 2 фрагмента верхней челюсти с полными рядами коренных зубов, 1 нижнечелюстная ветвь, 32 изолированных зуба, 1090 костей посткраниального скелета.

Геологический возраст. Поздний плейстоцен.

Распространение. Северный Урал и Зауралье.

Таблица 38

Размеры черепа и некоторых костей конечностей у различных подвидов уральской лошади *Equus uralensis*

Промеры, мм	*E. u. uralensis*			*E. u. levis* subsp. n.			*t*
	n	lim	*M*±*m*	*n*	lim	*M*±*m*	
Длина верхнего зубного ряда без резцов	3	172.0–184.0	178.8	2	164.0; 170.0	167.0	–
Ширина лопатки через лопаточный бугор	3	87.0–92.0	89.0±1.52	6	85.0–103.0	95.2	2.05
Длина плечевой кости	5	249.0–276.0	265.6±5.47	3	265.0–280.0	274.3±4.70	1.20
Длина лучевой	9	312.0–362.0	333.7±5.71	2	320.0; 338.0	329.0	–
Длина пястной	9	201.0–228.0	217.3±3.18	19	208.0–224.0	214.8±1.41	0.72
Длина большой берцовой	6	330.0–376.0	353.3±7.44	3	318.0–350.0	336.0±9.45	1.37
Длина пяточной	3	109.0–112.0	110.3±0.88	5	101.2–110.0	104.6±1.70	2.98
Длина таранной	14	57.0–66.0	60.3±0.72	26	51.8–63.0	58.4±0.76	1.80
Длина плюсневой	26	250.0–286.0	265.0±1.95	12	246.0–271.0	260.1±3.29	1.28
Ширина задней копытной фаланги	6	80.0–89.0	86.8±1.53	6	73.0–87.0	80.8±1.88	2.48

Благодаря работам уральских зоологов установлено, что на Южном Урале в конце позднего плейстоцена также обитала *E. cf. uralensis*. Ее остатки найдены в Первой Серпиевской пещере и в местонахождении Устиново. Радиоуглеродные датировки показали возраст образования отложений. Он составил 16585±598 лет (ИЭРЖ — п3) и 12400±300 лет (ИЭРЖ — 49) соответственно (Смирнов, Косинцев и др., 1990). Палеонтологический материал невелик, поэтому пока затруднительно сказать, где на Южном Урале проходила граница между указанными подвидами.

Как показала серия радиоуглеродных дат, полученная Ю. С. Свеженцевым в Петербургском институте материальной культуры, абсолютный возраст ископаемых остатков из пещеры «Черные Кости», где найден типовой экземпляр черепа уральской лошади — 16890±100 (ЛЕ — 22768). По другим палеонтологическим сборам автора из пещер Пермской области определены следующие даты: грот Столбовой на р. Усьва — 22890±200 (ЛЕ — 22773); грот Е. П. Близнецова на р. Чаньва — 28540±300 (ЛЕ — 22766); пещера Виашер — 23830±250 (ЛЕ — 22767).

Одновременно с уральской лошадью на Северном Урале жили донской заяц *Lepus tanaiticus* Gureev, копытный лемминг *Dicrostonyx ex gr. torquatus* Pall., песец *Alopex lagopus* L., северный олень *Rangifer tarandus* L. и овцебык *Ovibos moschatus* Zimm.; на Среднем Урале — сурок *Marmota bobac* Mull., суслик *Citellus* sp., большой (*Ursus spelaeus* Rosen. et Hein.) и малый (*U. rossicus* Boris.) пещерные медведи, светлый хорь *Mustela eversmanni* Lesson, барсук *Meles meles* L., шерстистый носорог *Coelodonta antiquitatis* Blum., а в Зауралье преобладали мамонт *Mammuthus primigenius* Blum., сайга *Saiga tatarica* L., бизон *Bison priscus* Boj. (Кузьмина, 1979, 1982; Кузьмина, Сериков, 1982).

В среднем голоцене, в V–III тыс. до н. э., уральская лошадь сохранялась в небольшом количестве в северном Прикаспии одновременно с волком *Canis lupus* L., корсаком *Vulpes corsac* L., куланом *Equus hemionus* Pal., верблюдом *Camelus* sp., туром *Bos primigenius* Boj. и домашними овцами (Кузьмина, 1988).

3.4. Ленская лошадь — *Equus (Equus) lenensis* Russanov, 1968 (*E. caballus lenensis* Russanov, 1968. С. 117).

Голотип — череп из дельты Лены, обнажения 8-метровой террасы у горы Американ-Хая, Якутия, в коллекциях Геологического института ЯФ СО РАН в Якутске, № 33.

Первые описания ископаемых костных остатков лошадей, найденных на Таймыре и в Якутии, были сделаны Миддендорфом (1869) и Черским (1891). В дальнейшем исследователи, изучавшие плейстоценовых зверей северной Азии, отмечали своеобразие позднеплейстоценовой якутской лошади (Громова, 1949, Вангенгейм, 1961). Б. С. Русанов сделал новые сборы черепов и костей посткраниального

скелета и обработал заново коллекции прежних исследователей. Это позволило ему выделить якутскую позднейплейстоценовую лошадь в самостоятельный подвид — *Equus caballus lenensis*.

После находки в январе 1968 г. неполного трупа жеребца на р. Большой Селерикан в бассейне Индигирки и подробного его изучения Верещагин и Лазарев (1977) сочли возможным считать якутскую лошадь отдельным видом — *E. lenensis*. Одновременно с учетом данных Алексеевой (1980), Вангенгейм (1977), Ермоловой (1978), Лазарева (1980) мной было установлено, что ленская лошадь была распространена значительно шире по побережью Северного Ледовитого океана, от полуострова Ямал до бассейна Колымы включительно; к югу ее остатки встречались до 60° с. ш. (Кузьмина, 1977; 1989; см. рис. 26).

Ленская лошадь была некрупнгым животным, высотой в холке 1.3–1.4 м. Ее череп был длиннее, шире и выше, чем у лошади Пржевальского, а длина зубного ряда, напротив, меньше. Основная длина черепа составляла 465–503.5 мм*.

Длина ряда верхних коренных зубов была 154–180 мм. Протокон был особенно длинным на *P*4/, *M*1/ и *M*2/. Относительная длина его на этих зубах колебалась от 42 до 69%. Внутренняя долинка была узкая, длинная, со значительной кабаллоидной складкой. На марках по 1–2 складочки. Двойная петля нижних коренных зубов асимметричная, метастилид треугольный. Лопасти задней долинки прямые. Относительная длина задней долинки постепенно уменьшалась от *P*/2 к *M*/1 и затем возрастала на *M*/2 и *M*/3 (табл. 39–41, рис. 38–39, *вклейка*). Наружная долинка глубоко вдавалась в шейку двойной петли, особенно на коренных. Типовой экземпляр — череп № 33, найденный у горы Американ-Хая в дельте р. Лены, хранится в коллекциях Геологического института ЯФ СО РАН в Якутске; остальные остеологические коллекции по этому виду находятся в Зоологическом институте РАН в Петербурге и Якутске. Кости конечностей ленской лошади были относительно короткими и массивными (табл. 42–43). У наиболее часто встречающихся плечевой, пястной, большой берцовой и плюсневой костей удалось установить различия в размерах, отражающие половой диморфизм (табл. 44–47, рис. 40–43). Достоверность различий с учетом критерия Стьюдента выше уровня 0.99.

Благодаря находке трупа ленской лошади, датируемого 39 тыс. лет, изучено питание вида. Анализ растительной массы из пищеварительного тракта показал, что пища на 90% состояла из остатков травянистых растений, преимущественно злаков. Помимо них, были обнаружены остатки кобрезии и осоки, причем видов, распространенных в Средней и Центральной Азии и Монголии. Древесные остатки, составляв-

* Лазарев (1980) и Лазарев, Томская (1987) приводят сходные размеры: 469.5–502.3 мм; 471.8–492.4 мм.

Таблица 39

Размеры черепа и нижней челюсти ленской лошади *Equus lenensis*

Промеры, мм	*n*	lim	*M* ± *m*
Основная длина черепа	12	465.0–503.0	487.6±3.52
Длина твердого нёба	9	251.0–268.0	260.9±1.85
Длина верхнего зубного ряда с резцами	14	292.0–319.0	301.2±1.78
Длина коренных	16	154.0–180.0	170.90±1.77
Длина диастемы	15	81.0–117.5	95.8±2.27
Длина хоан	11	56.0–69.0	62.3±1.33
Ширина хоан	15	41.0–57.0	47.8±1.14
Ширина в резцах	15	65.0–72.5	69.4±0.68
Межглазничная ширина	17	135.0–157.0	147.3±1.53
Заглазничное сужение	17	75.0–99.0	87.2±1.44
Ширина в глазницах	16	201.0–224.0	212.2±1.44
Горизонтальный диаметр глазницы	16	56.0–69.0	62.6±0.93
Вертикальный диаметр глазницы	10	54.5–63.0	59.8±0.83
Ширина мозговой коробки	9	104.0–113.5	109.5±1.10
Ширина в сочленовных мыщелках	18	183.0–211.0	200.0±2.02
Ширина в слуховых трубках	16	108.0–122.0	116.8±0.92
Высота в носовых костях	10	90.0–118.0	101.5±2.52
Высота за последним коренным	16	117.0–139.0	128.0±1.54
Высота в основной затылочной кости	17	95.5–107.5	102.0±0.88
Длина нижней челюсти	11	404.0–442.0	422.6±4.10
Длина нижнего зубного ряда с резцами	19	280.0–307.0	290.2±1.84
Длина ряда коренных	30	160.0–188.0	174.3±1.01
Длина диастемы	16	70.0–100.0	90.9±1.88
Длина симфиза	11	78.0–94.0	86.4±1.50
Ширина в резцах	6	56.6–64.0	62.9±1.92
Высота перед P_2	16	52.5–66.0	58.4±1.04
Высота челюсти между P_4 и M_1	29	70.0–84.0	77.9±0.66
Высота за M_3	19	93.0–110.0	100.0±0.96
Толщина ветви между P_4 и M_1	18	22.5–28.0	25.2±0.39

шие 5–7% растительной массы. отнесены к иве, ольхе и карликовой березе. Мхи, незначительные по массе (1–2%), были разнообразны по составу. В настоящее время они встречаются на каменистых склонах, покрытых мелкоземом, в долинах речек, на песчаных или глинистых почвах, на слабо заторфованных субстратах, т. е. различающихся по степени увлажнения (Тихомиров, Культина, 1973; Егорова, 1977; Солоневич, Вихирева-Василькова, 1977; Украинцева, 1988).

Таблица 40

Размеры постоянных зубов верхней челюсти ленской лошади *Equus lenensis*

Промеры, мм	P^2			P^3			P^4			M^1			M^2			M^3		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Длина зуба	8	37.0–42.0	38.4±0.69	11	27.0–31.0	28.8±0.36	12	25.3–28.0	27.1±0.33	12	21.5–26.6	24.2±0.43	11	21.8–27.0	24.8±0.56	9	25.6–31.0	28.3±0.61
Ширина зуба	8	23.5–27.0	25.8±0.45	8	28.0–30.0	29.0±0.28	8	27.5–33.0	29.5±0.64	8	26.0–29.8	27.9±0.49	8	25.5–29.0	27.1±0.45	7	23.0–27.0	25.1±0.55
Длина протокона	5	8.5–11.0	9.7±0.44	11	12.0–15.0	13.3±0.27	12	12.0–16.8	14.0±0.40	12	11.5–15.0	13.2±0.32	11	12.0–16.6	14.4±0.39	9	11.0–17.5	15.0±0.65
Относит. длина протокона, %	5	23.0–27.5	25.4±0.85	11	38.7–53.4	46.3±1.26	12	42.9–60.0	51.4±1.31	12	44.2–65.0	54.8±1.49	11	44.4–69.2	58.5±2.12	9	43.0–60.7	52.8±1.83

Таблица 41

Размеры постоянных зубов нижней челюсти ленской лошади *Equus lenensis*

Промеры, мм	P_2			P_3			P_4		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Длина зуба	15	29.0–37.0	32.6±0.52	17	26.0–29.6	28.0±0.30	19	25.0–29.0	27.2±0.28
Ширина зуба	15	14.5–19.0	16.1±0.30	17	16.5–22.0	17.7±0.38	19	16.8–21.0	18.2±0.24
Длина задней долинки	10	15.5–18.0	16.8±0.43	11	13.0–16.8	14.9±0.43	12	12.0–16.0	13.9±0.33
Относит. длина задней долинки, %	10	47.0–58.0	51.8±1.32	11	46.1–58.1	52.4±1.18	12	45.8–57.1	50.6±0.92

Промеры, мм	M_1			M_2			M_3		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Длина зуба	19	23.0–26.8	24.7±0.25	19	23.0–29.0	25.9±0.33	19	28.2–35.0	32.0±0.41
Ширина зуба	19	15.0–19.5	17.1±0.28	19	14.5–18.5	16.4±0.28	19	13.0–16.5	14.7±0.18
Длина задней долинки	12	9.0–12.0	10.5±0.26	12	10.0–13.0	11.3±0.35	11	10.6–14.0	11.9±0.28
Относит. длина задней долинки, %	12	37.0–46.5	41.7±0.92	12	39.2–49.6	43.5±1.16	11	31.8–44.3	37.6±1.17
Длина талонида	–	–	–	–	–	–	16	5.0–10.0	7.8±0.35
Относит. длина талонида	–	–	–	–	–	–	16	16.3–28.6	24.1±0.87

Таблица 42

Размеры костей передней конечности ленской лошади *Equus lenensis*

Кость	Промеры, мм	*n*	lim	*M* ±*m*
Лопатка	Длина через лопаточную ось	2	303.0; 318.6	310.8
Scapula	Ширина через лопаточный бугор	19	81.5–90.0	87.2±0.55
	Длина суставной поверхности	18	49.0–57.0	54.2±0.45
	Ширина суставной поверхности	19	40.0–50.0	46.4±0.52
Плечевая	Длина от головки	2	252.0; 256.0	254.0
Humerus	Ширина нижнего эпифиза	26	72.0–79.0	74.8±0.38
	Поперечник нижнего эпифиза	26	77.0–88.0	83.2±0.49
Лучевая	Макс. длина	20	311.0–336.0	324.4±1.62
Radius	Ширина верхнего эпифиза	24	76.5–89.0	82.3±0.68
	Поперечник верхнего эпифиза	16	43.0–47.0	44.7±0.32
	Ширина диафиза	17	37.0–44.0	40.0±0.38
	Ширина нижнего эпифиза	22	70.0–80.0	73.6±0.53
	Поперечник нижнего эпифиза	17	37.0–43.5	41.4±0.46
Локтевая	Длина локтевого отростка	2	80.5; 86.0	83.2
Ulna	Ширина локтевого отростка	2	51.5; 53.0	52.2
Пястная	Макс. длина	66	194.0–229.0	212.0±0.96
Metacarpale	Ширина верхнего эпифиза	61	44.8–56.0	49.6±0.34
	Поперечник верхнего эпифиза	47	28.0–39.0	33.1±0.30
	Ширина диафиза	65	30.0–40.0	34.5±0.24
	Поперечник диафиза	49	22.0–29.0	25.4±0.20
	Ширина нижнего эпифиза	64	44.0–55.0	48.5±0.29
	Поперечник нижнего эпифиза	47	33.0–40.0	35.9±0.24
Фаланга I	Длина	29	68.0–79.0	74.7±0.50
Phalanx I	Ширина верхнего эпифиза	29	51.0–60.0	55.2±0.48
	Ширина диафиза	28	35.0–40.0	36.7±0.24
	Ширина нижнего эпифиза	29	40.0–49.0	44.7±0.39
Фаланга II	Длина	10	35.2–40.0	38.2±0.55
Phalanx II	Ширина верхнего эпифиза	10	52.2–57.5	55.1±0.46
	Ширина диафиза	10	45.5–50.0	47.3±0.54
	Ширина нижнего эпифиза	10	47.8–53.0	50.8±0.50
Фаланга III	Длина	19	49.0–59.0	54.1±0.68
Phalanx III	Длина суставной поверхности	19	45.0–54.0	50.8±0.47
	Ширина суставной поверхности	19	26.5–30.0	29.1±0.30
	Макс. ширина	18	75.0–89.0	83.0±0.93

Таблица 43

Размеры костей задней конечности ленской лошади *Equus lenensis*

Кость	Промеры, мм	*n*	lim	*M* ±*m*
Бедренная	Длина от головки	11	317.0–357.0	336.1±2.96
Femur	Ширина нижнего эпифиза	12	83.0–92.0	87.5±0.94
	Поперечник нижнего эпифиза	8	102.5–118.0	110.6±1.85
Большая берцовая	Макс. длина	19	319.0–350.0	333.5±2.33
Tibia	Ширина верхнего эпифиза	14	86.0–97.0	91.5±0.96
	Поперечник верхнего эпифиза	10	79.0–91.0	83.3±1.38
	Ширина диафиза	36	38.0–47.0	42.8±0.34
	Поперечник диафиза	34	32.0–42.0	35.7±0.39
	Ширина нижнего эпифиза	57	65.0–82.0	72.1±0.47
	Поперечник нижнего эпифиза	45	42.0–51.0	45.7±0.31
Таранная	Макс. длина	20	54.8–62.2	58.1±0.47
Astragalus	Ширина дистального конца	20	51.0–59.5	54.6±0.53
Пяточная	Макс. длина	9	103.0–121.0	112.9±2.03
Calcaneus	Ширина суставной части	6	52.5–56.0	54.6±0.66
Плюсневая	Макс. длина	84	230.0–268.0	251.9±0.94
Metatarsale	Ширина верхнего эпифиза	83	40.2–56.0	49.3±0.30
	Поперечник верхнего эпифиза	60	37.0–52.0	41.8±0.35
	Ширина диафиза	83	25.0–36.0	32.6±0.21
	Поперечник диафиза	60	27.0–34.5	30.4±0.20
	Ширина нижнего эпифиза	84	38.0–53.5	49.2±0.32
	Поперечник нижнего эпифиза	59	31.0–41.0	36.7±0.28
Фаланга I	Длина	18	68.0–76.0	70.8±0.56
Phalanx I	Ширина верхнего эпифиза	18	49.0–56.5	52.7±0.55
	Ширина диафиза	17	33.0–35.6	34.5±0.18
	Ширина нижнего эпифиза	17	40.0–44.0	42.3±0.26
Фаланга II	Длина	13	35.2–41.0	38.0±0.58
Phalanx II	Ширина верхнего эпифиза	13	47.0–57.3	52.7±0.73
	Ширина диафиза	13	42.5–47.0	44.5±0.37
	Ширина нижнего эпифиза	13	45.9–52.3	48.2±0.58
Фаланга III	Длина	7	51.5–58.3	53.5±0.87
Phalanx III	Длина суставной поверхности	7	44.0–50.5	47.4±0.90
	Ширина суставной поверхности	7	25.5–30.0	28.1±0.55
	Макс. ширина	7	69.0–79.0	74.5±1.33

Таблица 44

Размеры плечевой кости ленской лошади *Equus lenensis*

Промеры, мм	Самки			Самцы			*t*
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	
Длина	1	–	252.0	1	–	256.0	
Ширина нижнего эпифиза	9	72.0–75.0	73.3±0.37	17	72.0–79.0	75.6±0.44	4.0
Поперечник нижнего эпифиза	9	77.0–83.0	80.7±0.64	17	82.0–88.0	84.6±0.36	5.3

Таблица 45

Размеры пястной кости ленской лошади *Equus lenensis*

Промеры, мм	Самки			Самцы			*t*
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	
Длина	22	195.0–210.0	205.3±0.85	39	209.0–230.0	216.4±0.87	9.10
Ширина верхнего эпифиза	22	44.8–51.5	47.6±0.42	39	47.0–56.0	50.7±0.38	5.53
Поперечник верхнего эпифиза	14	28.0–35.0	32.1±0.53	33	29.0–39.0	33.6±0.35	2.38
Ширина диафиза	22	30.0–37.0	33.3±0.37	39	31.0–40.0	35.1±0.30	3.75
Поперечник диафиза	14	22.0–26.0	24.5±0.36	33	23.0–29.0	25.6±0.23	2.62
Ширина нижнего эпифиза	22	44.0–51.0	47.0±0.42	39	45.0–55.0	49.4±0.33	4.44

Таблица 46

Размеры пястной кости ленской лошади *Equus lenensis*

Промеры, мм	Самки			Самцы			*t*
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	
Длина	10	319.0–338.0	327.1±2.11	9	330.0–350.0	340.7±2.84	3.84
Ширина верхнего эпифиза	7	86.0–93.0	89.0±0.84	8	90.0–98.0	93.7±1.00	3.59
Поперечник верхнего эпифиза	5	79.0–82.0	80.4±0.51	4	80.0–89.0	85.0±2.12	2.11
Ширина диафиза	11	38.0–45.0	42.3±0.65	17	41.0–47.0	43.6±0.45	1.64
Поперечник диафиза	10	34.0–38.0	35.2±0.45	16	34.0–39.0	37.0±0.55	2.57
Ширина нижнего эпифиза	32	65.0–73.0	69.7±0.36	24	72.0–82.0	75.3±0.50	9.03
Поперечник нижнего эпифиза	26	42.0–49.0	44.9±0.35	20	43.0–51.0	46.8±0.43	3.45

Таблица 47

Размеры плюсневой кости ленской лошади *Equus lenensis*

Промеры, мм	Самки			Самцы			*t*
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	
Длина	20	230.0–246.0	241.2±0.96	61	246.0–268.0	255.6±0.84	11.25
Ширина верхнего эпифиза	20	40.2–50.0	46.8±0.52	61	45.5–56.0	50.0±0.31	5.25
Поперечник верхнего эпифиза	11	37.0–43.0	39.8±0.68	48	38.0–49.0	42.1±0.33	3.07
Ширина диафиза	20	28.5–35.0	31.4±0.41	60	30.0–36.0	33.2±0.20	3.91
Поперечник диафиза	11	27.0–30.0	28.9±0.29	48	27.0–34.5	30.7±0.21	5.14
Ширина нижнего эпифиза	20	40.8–53.0	47.2±0.59	61	45.0–53.5	50.1±0.25	4.53

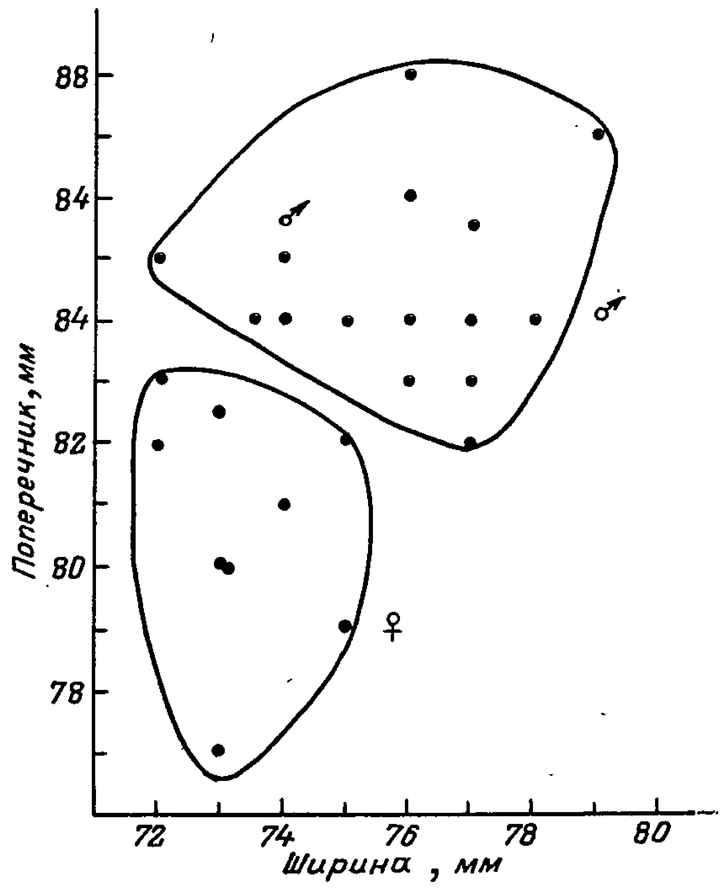


Рис. 40. Размеры нижнего эпифиза плечевой кости ленской лошади.

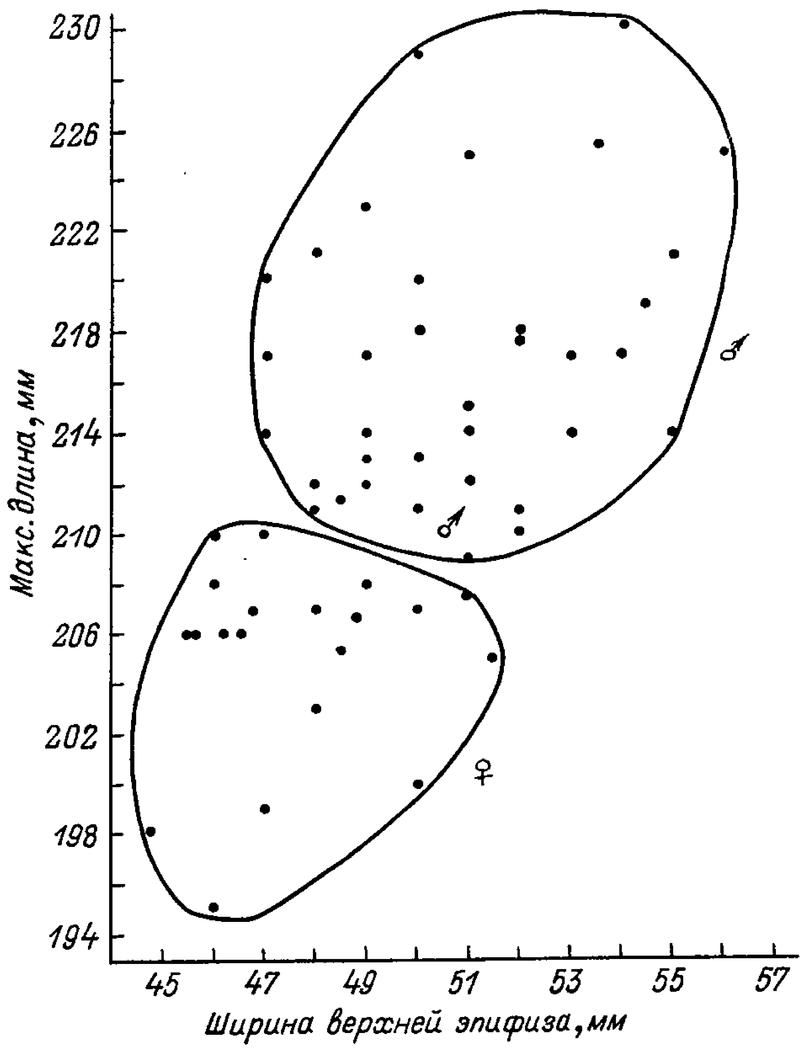


Рис. 41. Размеры пястной кости ленской лошади.

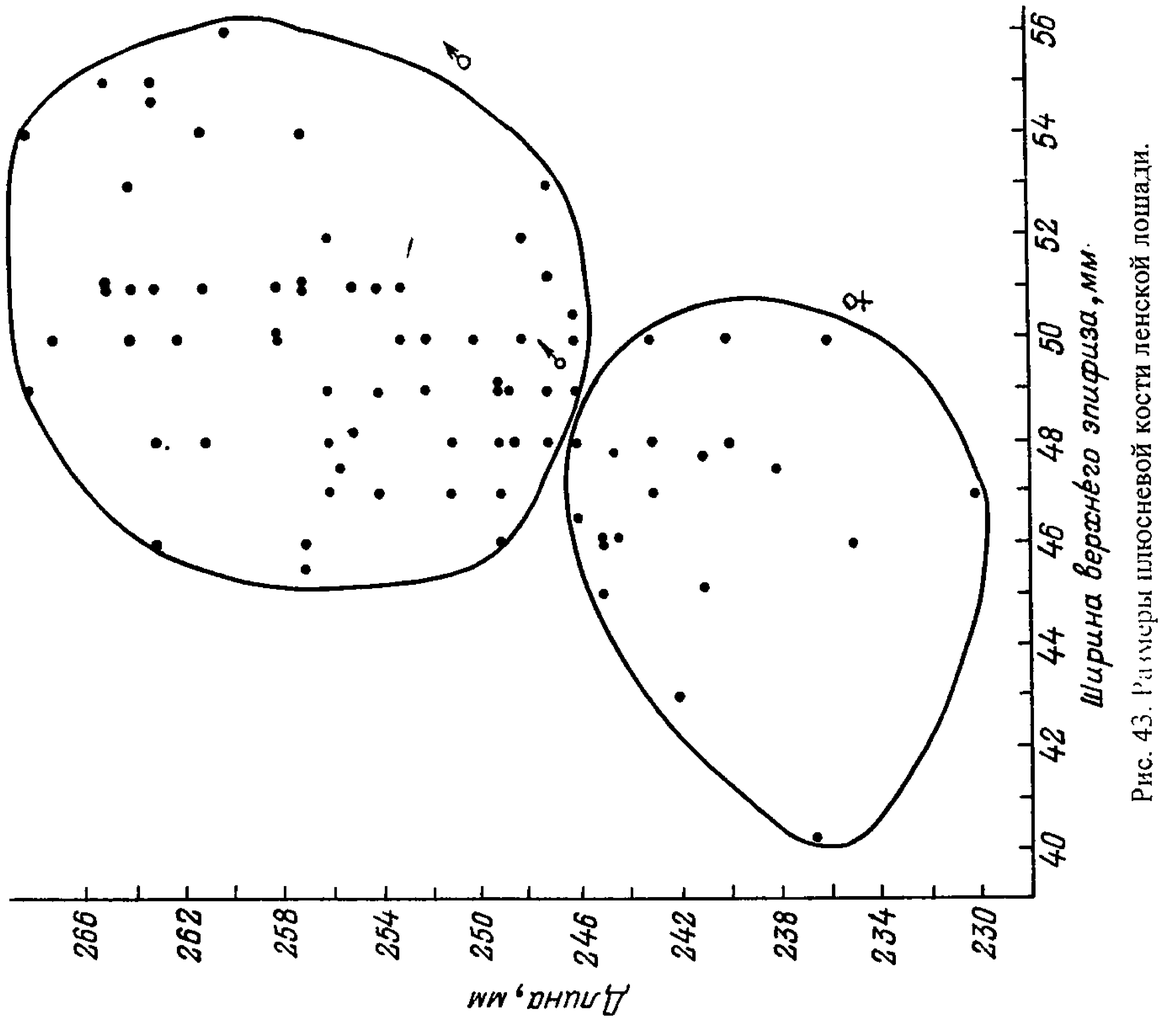


Рис. 43. Размеры плюсневой кости ленской лошади.

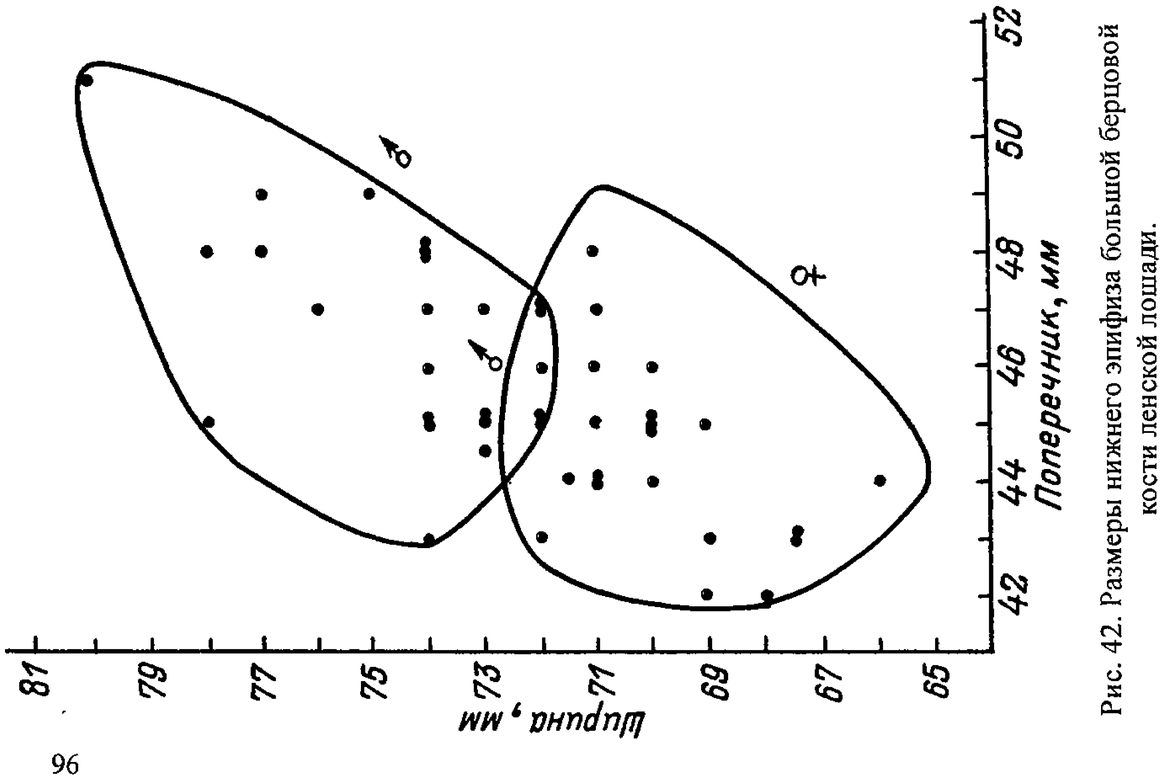


Рис. 42. Размеры нижнего эпифиза большой берцовой кости ленской лошади.

Ленская лошадь обитала совместно с пещерным львов *Panthera spelaea* Gold., мамонтом *Mammuthus primagenius* Blum., шерстистым носорогом *Coelodonta antiquitatis* Blum., сайгой *Saiga tatarica* L., овцебыком *Ovibos moschatus* Zimm., северным оленем *Rangifer tarandus* L., бизоном *Bison priscus* Boj. и другими видами, адаптированными к суровому, холодному и сухому климату (Vereschagin, Kuzmina, 1984).

3.5. Уссурийская лошадь — *Equus (Equus) dalianensis* Zhow, Sun, Xu, Li, 1985

Голотип не выделен. Оригинальный материал из пещеры Гулонгшан близ г. Далиан в Северном Китае.

Еще в 1963 г. краеведы города Владивостока Е. Г. Лешок и В. И. Шабунин обследовали несколько пещер карстового происхождения в южной части долины р. Сучан. В результате раскопок 1966, 1967 и 1972 гг. под руководством профессора Н. К. Верещагина были получены прекрасные палеонтологические коллекции костей позднеплейстоценовых и голоценовых животных юга Приморского края, которые хранятся теперь в Зоологическом институте РАН в Петербурге. Несколько лет назад Н. К. Верещагин предложил мне изучать костные остатки лошадей из этих пещер. Исследованный материал включал 500 остатков, из которых 2 фрагмента черепа, 49 костей конечностей и 143 зуба взрослых животных были измерены. Эти остатки принадлежали по крайней мере 16 особям (11 взрослым и 5 полувзрослым и молодым).

В Уссурийском крае в позднем плейстоцене обитали крупные лошади. Высота их в холке, вычисленная по методике Витта (1952), как по длине пястных, так и плюсневых костей составляла 144–152 см. Третьи фаланги отсутствовали в сборах, поэтому о ширине копыта ничего нельзя сказать.

Череп

Целого черепа уссурийской лошади не сохранилось. Самый крупный фрагмент его состоял из твердого неба с двумя полными рядами верхних коренных зубов, где *P*4/ еще не доросли до уровня стирания остальных зубов. Однако стирание жевательной поверхности этих зубов уже началось, причем с правой стороны оно несколько больше, чем с левой. Было еще 5 более мелких фрагментов верхнего зубного ряда, что позволило сделать некоторые промеры. Длина ряда верхних коренных, измеренная по 2 экз., составляла 185 и 192.5 мм; из них длина предкоренных *P*2/–*P*4/ была 101 и 102.5 мм, а длина трех коренных — 84 и 90 мм, ширина хоан — 45 мм, ширина в резцах — 78 и 82 мм. Длина ряда верхних коренных зубов и ширина в резцах были несколько больше, чем у мосбахской лошади. Протокон на верхних коренных зубах составлял 37–50% длины зуба, т. е. был относительно короче, чем у широкопалой лошади, и почти соответствовал величине

протокона мосбахской лошади. Ширина хоан была относительно меньше, чем у широкопалой лошади и кулана.

В нижней челюсти длина ряда коренных составляла 182 и 186 мм, длина *P*/2–*P*/4 была 96.5 и 90 мм, а длина *M*/1–*M*/3 — 91, 90.5 мм и 97 мм, длина симфиза была 89.5 мм, ширина в резцах — 65 мм, толщина ветви между *P*/4 и *M*/1 — 27.3, 29 и 32 мм (рис. 44, *вклейка*).

Зубы

Для изучения использованы как сидящие в челюсти, так и изолированные зубы, хотя определение последних всегда вызывало некоторые затруднения. Предкоренные *P*2/ и коренные *M*3/ отделить от других зубов просто, по их треугольной форме. *P*3/ и *P*4/ мало отличались от *M*1/ и *M*2/ размерами, они были немного крупнее коренных. Для первого коренного, как и у других видов настоящих лошадей, характерно, что ширина зуба больше, чем его длина (табл. 48). *M*2/, напротив, более вытянут в длину. Складчатость эмали предкоренных и коренных зубов отличалась некоторыми архаичными чертами. Так, на задней стенке передней марки и переденй стенке задней марки насчитывалось 4–5 складочек. На внутренней долинке всех зубов верхнего ряда каballоидная складочка (pli caballin — шпора) хорошо развита, она глубокая и узкая. Этой складочки нет совсем, или глубина ее 1.0–1.5 мм только на *M*3/. Отеносительная длина протокона возрастает от *P*2/ к *M*1/, а затем от *M*2/ к *M*3/. Эмаль относительно толстая.

Для зубов нижней челюсти, помимо длины и ширины зуба, измерена длина постфлексида, который, по мнению Эйзенман (Eisenmann, 1981), выполняет ту же роль, что и протокон верхних зубов (табл. 49). В работе Громовой (1949) он назван задней долинкой.

Относительная длина постфлексида была наибольшей как на центральном зубе среди предкоренных *P*/3, так и коренных *M*/2. Объяснить функционально эту зависимость пока затруднительно.

Кости конечностей

Многие кости конечностей уссурийской лошади были погрызены хищниками, вероятно, пещерными гиенами, фрагменты черепа которых находились тут же, поэтому для промеров можно было выбрать лишь небольшое количество костей (табл. 50). Малая величина выборок не дала возможности проследить изменения размеров костей, связанные с полом. Измерение костей конечностей показало, что пястные и вторые фаланги передней ноги, а также плюсневые, таранные и пяточные задней ноги были длиннее и относительно тоньше, чем у широкопалой лошади. Таким образом, сравнение морфологических особенностей черепа, зубов и костей конечностей показало, что уссурийская позднеплейстоценовая лошадь занимала промежуточное положение между мосбахской и широкопалой лошадьми (табл. 51).

Таблица 48

Размеры постоянных зубов верхней челюсти уссурийской лошади *Equus dalianensis*

Промеры, мм	P^2			P^3			P^4		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Длина зуба	11	37.6–40.0	38.7±0.29	9	30.8–33.0	31.9±0.27	13	29.5–33.2	31.3±0.29
Ширина зуба	11	25.5–28.2	27.1±0.29	9	28.4–31.0	30.0±0.32	13	29.5–33.0	30.8±0.28
Длина протокона	11	8.6–11.2	9.5±0.24	9	11.0–15.0	13.1±0.40	13	10.5–16.0	13.7±0.44
Относит. длина протокона, %	11	22.5–28.2	24.7±0.57	9	35.7–45.4	41.2±1.12	13	35.6–51.6	43.7±1.21

Промеры, мм	M^1			M^2			M^3		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Длина зуба	23	25.0–30.6	27.4±0.26	17	29.0–35.5	32.7±0.50	17	24.5–34.6	29.9±0.68
Ширина зуба	23	27.5–32.0	29.4±0.26	17	26.0–30.0	27.7±0.37	17	21.0–27.5	25.3±0.47
Длина протокона	23	11.8–16.5	14.2±0.28	17	12.2–17.5	14.9±0.42	17	12.4–17.8	15.0±0.37
Относит. длина протокона, %	23	42.0–61.0	51.8±0.97	17	39.4–51.6	45.4±0.84	17	44.3–56.0	50.0±0.84

Таблица 49

Размеры постоянных зубов нижней челюсти уссурийской лошади *Equus dalianensis*

Промеры, мм	P_2			P_3			P_4		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Длина зуба	7	31.0–37.0	34.7±0.77	13	28.4–33.5	30.4±0.43	10	28.0–31.0	29.2±0.30
Ширина зуба	7	13.5–16.8	15.2±0.45	13	16.0–18.8	17.5±0.21	10	16.0–18.8	17.5±0.26
Длина задней долинки	7	11.8–18.8	16.4±0.91	13	11.3–18.6	14.6±0.49	10	10.5–15.6	13.2±0.44
Относит. длина задней долинки, %	7	38.0–53.1	47.1±2.05	13	39.6–55.5	47.9±1.28	10	37.5–52.7	45.2±1.25

Промеры, мм	M_1			M_2			M_3		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Длина зуба	7	24.0–28.5	26.8±0.57	7	26.2–29.7	28.3±0.44	9	32.6–39.8	35.6±0.79
Ширина зуба	7	15.5–17.8	16.2±0.30	7	13.5–17.0	15.1±0.41	9	11.6–16.5	13.8±0.43
Длина задией долинки	7	8.6–11.2	10.2±0.37	7	8.8–13.0	11.4±0.54	9	8.4–11.5	9.7±0.33
Относит. длина задней долинки, %	7	34.3–42.1	38.0±0.99	7	33.6–44.8	40.0±1.39	9	21.1–31.3	27.4±0.93

Таблица 50

Размеры некоторых костей конечностей уссурийской лошади
Equus dalianensis

Кость	Промеры, мм	*n*	lim	*M* ±*m*
Лучевая	Ширина нижнего эпифиза	1	–	90.0
Radius	Поперечник нижнего эпифиза	1	–	54.0
Пястная	Максимальная длина	7	232.0–250.0	240.1±2.39
Metacarpale	Ширина верхнего эпифиза	7	54.0–60.0	56.0±0.83
	Ширина диафиза	8	38.5–45.0	41.0±0.74
	Ширина нижнего эпифиза	7	50.0–56.0	52.7±0.78
Фаланга II передняя	Длина по переднему краю	2	43.0; 44.0	43.5
Phalanx II ant.	Ширина верхнего эпифиза	2	63.0	63.0
	Ширина диафиза	2	51.0; 52.0	51.5
	Ширина нижнего эпифиза	2	56.0	56.0
Большая берцовая	Ширина нижнего эпифиза	7	82.0–86.3	84.7±0.66
Tibia	Поперечник нижнего эпифиза	7	52.0–58.0	53.9±0.84
Таранная	Максимальная длина	7	68.0–73.5	69.9±0.80
Astragalus	Ширина дистального конца	7	61.8–66.5	64.6±0.66
Пяточная	Максимальная длина	2	123.0; 128.0	125.5
Calcaneus	Ширина суставной части	2	50.0; 55.0	52.5
Плюсневая	Максимальная длина	6	271.0–290.0	281.7±3.30
Metatarsale	Ширина верхнего эпифиза	8	50.0–61.0	56.5±1.29
	Ширина диафиза	12	35.0–40.0	38.0±0.45
	Ширина нижнего эпифиза	6	49.0–60.0	54.5±1.56

Таблица 51

Сравнение некоторых промеров черепа и костей конечностей трех видов лошадей подрода *Equus*

Промеры, мм	Ранний плейстоцен, *E. mosbachensis*	Средний и поздний плейстоцен, *E. latipes*	Поздний плейстоцен, *E. dalianensis*
Длина верхнего ряда коренных	200	193	189
Ширина нижнего эпифиза лучевой кости	88	84	90
Длина пястной кости	256	235	240
Ширина нижнего эпифиза большой берцовой кости	92	80	85
Длина таранной кости	68	64	70
Длина пяточной кости	136	116	125
Длина плюсневой кости	297	280	282

Систематическое положение, ареал

На основании всего вышеизложенного появилась необходимость выделения уссурийской позднеплейстоценовой лошади в самостоятельный вид. На территории нашей страны остатков лошадей, сходных с уссурийской, нигде обнаружено не было, однако в Северном Китае, в округе Фусиан близ города Далиан, в пещере Гулонгшан, расположенной на 39° 41′ с. ш. и 122° 02′ в. д. были найдены многочисленные остатки 3 видов лошадей: лошади Пржевальского, кулана и крупной лошади *Equus dalianensis*, описанной в 1985 г. учеными Далианского музея естественной истории, Зоу Хинху и Сан Юфенгом, а также сотрудниками Института палеонтологии позвоночных и палеоантропологии академии, Ху Кинки и Ли Юи (Zhow Xinxue, Sun Yufeng, Xu Qinqi, Li Yi, 1985). Остатки фауны из пещеры Гулонгшан датированы по С14 — 17610 лет; по урановому анализу ископаемые остатки имели древность 20–40 тыс. лет. Китайские ученые считали, что далианская лошадь — новый вид, широко распространенный в Северном Китае в конце позднего плейстоцена.

Для сравнения в табл. 52 приведены размеры зубов и костей конечностей *E. dalianensis* из Северного Китая. Авторами описания голотип не выдлен. Удивительно, что костные остатки уссурийской и далианской лошадей, измеренные разными исследователями, показали большое сходство в величине. Это заставило отнести уссурийскую позднеплейстоценовую лошадь к виду *Equus dalianensis* Zhow, Sun, Xu, Li, 1985 (Кузьмина, 1990), однако Форстен (Forsten, 1986), которая побывала в Китае и смогла познакомиться с палеонтологическими остатками различных китайских лошадей, сомневалась в самостоятельности этого вида и считала, что он недостаточно отличается от ранее названных *E. germanicus, E. chosaricus* и *E. orientalis*. Хочу напомнить, что два последних вида были сведены мной в синонимы к *E. latipes* (Кузьмина, 1980).

Изучение гипсометрических карт Дальнего Востока и Северного Китая позволили обрисовать границы распространения *E. dalianensis* в позднем плейстоцне (см. рис. 26). Скорее всего, эти лошади обитали в долинах рек Ляохе, Сунгари и Уссури. (Будем надеяться, что в дальнейшем ареал будет расширен.) Они жили одновременно с различными представителями мамонтового териокомплекса в лесостепном ландшафте: волк *Canis lupus* L., росомаха *Gulo gulo* L., пещерная гиена *Crocuta spelaea* Gold., пещерн́й лев *Panthera spelaea* Gold., тигр *P. tigris* L., мамонт *Mammuthus primigenius* Blum., шерстистый носорог *Coelodonta antiquitatis* Blum., косуля *Capreolus capreolus* L., лось *Alces alces* L., изюбрь *Cervus elaphus* L., горал *Naemorhedus caudatus* M.-Ed., бизон *Bison priscus* Boj. и др. (Верещагин, Оводов, 1968; Оводов, 1977; Верещагин, 1981).

По данным палеоклиматологов (Суетова, Бурашникова, Муратова, 1979; Зубаков, 1986) в позднем плейстоцене в Уссурийском крае

Таблица 52

Размеры зубов и костей конечностей *Equus dalianensis* из Северного Китая
(по Zhow и др., 1985)

Кость	Промеры, мм	*n*	lim	*M*
Верхняя челюсть	Длина P^2–M^3	1	–	184.0*
	Длина P^2–P^4	1	–	106.0
	Длина M^1–M^3	1	–	85.0
P^2	Длина/ширина	1	–	40.9/27.2
P^3	Длина/ширина	1	–	32.4/30.5
P^4	Длина/ширина	1	–	30.5/30.4
M^1	Длина/ширина	1	–	27.0/30.4
M^2	Длина/ширина	1	–	28.5/28.2
M^3	Длина/ширина	1	–	30.8/26.1
Нижняя челюсть	Длина P_2–M_3	3	178.0–186.0	182.7
	Длина P_2–P_4	3	90.0–98.2	95.0
	Длина M_1–M_3	3	87.4–89.7	88.5
P_2	Длина/ширина	3	34.5–36.3 /17.0–19.7	35.4/18.6
P_3	Длина/ширина	3	28.5–31.7 /20.4–22.3	30.5/21.2
P_4	Длина/ширина	3	28.2–29.8 /20.4–20.6	29.2/20.5
M_1	Длина/ширина	3	26.4–26.8 /18.6–20.6	26.5/19.8
M_2	Длина/ширина	3	26.5–28.4 /18.0–19.4	27.7/18.9
M_3	Длина/ширина	3	34.1–35.0 /14.6–16.5	34.6/15.7
Пястная	Максимальная длина	30	231.0–249.5	240.0**
	Ширина верхнего эпифиза	30	49.0–61.0	56.0
	Ширина диафиза	30	28.5–33.0	30.0
	Ширина нижнего эпифиза	30	49.0–58.0	50.8
Плюсневая	Максимальная длина	32	265.0–293.0	287.00***
	Ширина верхнего эпифиза	32	50.0–60.0	55.0
	Ширина диафиза	32	34.5–40.2	37.0
	Ширина нижнего эпифиза	32	48.5–56.0	54.5
Фаланга I	Общая длина	1	–	92.7
	Ширина верхнего эпифиза	1	–	69.5
	Ширина диафиза	1	–	38.7
	Ширина нижнего эпифиза	1	–	50.6
Фаланга II	Общая длина	1	–	48.3
	Ширина верхнего эпифиза	1	–	54.4
	Ширина диафиза	1	–	46.1
	Ширина нижнего эпифиза	1	–	47.7

* Экземпляр 822000; ** А № 8153317; *** 824775 в коллекциях Далианского музея естественной истории.

предполагалось заметное снижение июльских температур (на 6–8°) и январских (на 10°) ниже современных. Среднегодовое количество осадков было на 250 мм меньше, чем теперь. По сравнению с климатическими характеристиками других районов Северной Евразии, там было относительно тепло и влажно, что согласуется с нахождением остатков гиены и многочисленных оленей — спутников уссурийской лошади (Кузьмина, 1990а).

3.6. Тарпан* — *Equus (Equus) gmelini* Antonius, 1912

(*E. ferus* Boddaert, 1785. H. 159; *E. caballus* Gromova, 1949. T. 17. Вып. 1. С. 195; *E. przewalskii:* Ellerman et Morrison-Scott. 1951. P. 341; *E. przewalskii*: Heptner. 1961. Т. 1. С. 715).

Паралектотип — череп и скелет из Рахмановской степи б. Таврической губернии (Херсонской области) в коллекции Зоологического института РАН в Петербурге, остеологический № 521.

Первое описание тарпана сделал С. Г. Гмелин в 1771 г., но только в 1912 г. Антониус (Antonius, 1912) придал ему статус вида. Эта лошадь была маленького роста, плотная и коренастая, с широкой грудью и прямой спиной, на невысоких, прямых и сухих крепких ногах, с нешироким, но высоким копытом. Голова небольшая, с прямым или вогнутым лбом. Уши острые, стоячие, ноздри широкие, глаза круглые. Хвост короткий, маловолосистый. Грива короткая, челки не было, удлиненных волос на холке нет. Окраска мышастая, пепелистая, от холки до репицы по спине — черный ремень, ноги черные от запястных и скакательных суставов (Гмелин, 1771; Гептнер, 1955).

Различают 2 подвида тарпана: *E. g. gmelini* Antonius, 1912 — степной тарпан, обитавший в южнорусских, украинских и причерноморских степях от Прута до р. Урала или, может быть, до Волги; последние особи уничтожены в 1879–1884 гг. (Шатилов, 1884); *E. g. silvaticus* Vetulani, 1927 (1928) — лесной тарпан, обитавший в лесах Германии, Польши, Литвы, в раннем и среднем голоцене — на восточном берегу Балтийского моря на север до 59° с.ш., в зоне смешанных лесов. Последние чистокровные экземпляры убиты в 1814 г. в Беловежской пуще. Оба подвида давали плодовитое потомство при скрещивании с домашними лошадьми.

История степного тарпана прослежена начиная с голоцена. На территории Молдавии костные остатки тарпана найдены в ранненеолитических поселениях у г. Сороки, в энеолитических поселениях Флорешты, Брынзены 3, Костешты 4 и др. (Давид, 1982; Чемыртан, 1991).

Небольшие коллекции субфоссильных остатков тарпана собраны в мезолитическом поселении у с. Мирное Киликийского района и у с. Гиржево Велико-Михайловского района Одесской области (Бибикова, Белан, 1981); в поселении поздней бронзы Ново-Розановка в нижнем течении р. Ингул Николаевкой области (Бибикова, 1972); в поселениях голоценового времени Черкасское и Копанище на территории Воронежской области (Кузьмина, Каспаров, 1987). Для морфологической характеристики степного тарпана использованы также промеры последних тарпанов: а) из Рахмановской степи Северного Крыма (череп в табл. 53 и скелет № 521 из коллекций Зоологического института АН СССР, кастрирован в возрасте 4 лет, пал в 1868 г.); б) из Заградовской степи Южной Украины, под

* По-татарски «*дикий*».

Таблица 53

Размеры черепа и нижней челюсти тарпана *Equus gmelini*

Промеры, мм	
Основная длина черепа	468
Длина твердого нёба	252
Длина верхнего зубного ряда с резцами	288
Длина коренных	171
Длина диастемы	84
Длина хоан	50
Ширина хоан	47
Ширина в резцах	66
Межглазничная ширина	139
Заглазничное сужение	78
Ширина в глазницах	201
Горизонтальный диаметр глазницы	60
Вертикальный диаметр глазницы	53
Ширина мозговой коробки	101
Ширина в сочленовных мыщелках	192
Ширина в слуховых трубках	110
Высота в носовых костях	86
Высота за последним коренным	115
Высота в основной затылочной кости	95
Длина нижней челюсти	418
Длина нижнего зубного ряда с резцами	277
Длина ряда коренных	175
Длина диастемы	80
Длина симфиза	84
Ширина в резцах	59
Высота перед P_2	46
Высота челюсти между P_4 и M_1	69
Высота за M_3	95
Толщина ветви между P_4 и M_1	24

Херсоном, пойман в 1866 г., кастрирован, пал в 1884 г. (череп в коллекциях зоомузея МГУ, № 94535). История падения промысла тарпана на Украине в последние столетия изучена Корнеевым (1953).

Останки последних тарпанов подробно описаны Громовой (1959, 1963). Обнаружение костных остатков тарпана голоценового времени позволило уточнить размеры зубов и костей конечностей степного подвида.

Предкоренные и коренные зубы верхнего зубного ряда относительно некрупные, с эмалью средней толщины. На внутренних стенках передней и задней марок по одной складочке. Шпора хорошо выражена, мезостиль расширен, протокон короткий. Внутренняя стенка его прямая или с неглубокой выемкой (рис. 45, *вклейка*). Размеры верхних зубов голоценового тарпана из Воронежской, Николаевской и Одесской областей представлены в табл. 54.

Таблица 54

Размеры постоянных зубов верхней челюсти степного тарпана *Equus gmelini*

Промеры, мм	P^2			P^3			P^4		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Длина	7	33.0–37.8	35.6±0.63	5	28.0–30.0	28.6±0.39	5	25.5–31.0	28.2±0.90
Ширина	6	22.6–24.0	23.3±0.25	5	25.0–28.0	26.7±0.50	5	26.5–29.5	27.6±0.56
Длина протокона	7	7.5–9.2	8.5±0.22	5	9.0–12.2	10.7±0.56	5	10.8–14.2	12.0±0.62
Относит. длина протокона, %	7	21.7–27.7	24.5±0.67	5	32.1–42.0	37.4±1.69	5	39.7–50.7	42.6±2.07

Промеры, мм	M^1			M^2			M^3		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Длина	14	22.0–27.8	24.8±0.49	17	23.5–28.6	26.2±0.35	10	25.2–31.0	27.5±0.65
Ширина	14	24.0–30.0	26.4±0.42	17	24.5–28.2	26.1±0.28	10	21.8–26.0	23.3±0.45
Длина протокона	14	10.0–13.0	11.5±0.26	16	11.0–15.8	13.0±0.30	10	11.6–14.8	13.0±0.33
Относит. длина протокона, %	14	36.0–54.5	46.5±1.37	16	38.5–65.3	49.7±1.54	10	38.1–52.8	47.5±1.66

Нижняя челюсть тарпана известна из мезолитического поселения Мирное Одесской области. Длина зубного ряда без резцов составляла 177 мм, длина предкоренных 92 мм, длина коренных 85 мм. Зубы небольшие, эмаль тонкая, двойная петля типично кабаллоидная, наружная долинка неглубокая на предкоренных. На коренных она доходила до шейки двойной петли и иногда заходила немного глубже (табл. 55). Талонид на *M*/3 узкий, длиной 7.8 мм, что составило 25.2% длины зуба (Бибикова, Белан, 1981).

Размеры костей конечностей степного тарпана представлены в табл. 56 и 57, причем величина фаланг тарпана, найденных в Молдавии, сходна с украинскими (Давид, 1982). По мнению многих исследователей, изучавших скелет последнего тарпана (Витт, 1952; Громова, 1959, 1963; Соколов, 1959; Паавер, 1965), у него были очень широкие дистальные отделы конечностей. Тем не менее, сравнение с аналогичными промерами костей лесного тарпана показало, что все три фаланги передней и задней ноги лесного тарпана еще шире размеров фаланг степного тарпана. В размерах трубчатых костей конечностей таких отличий обнаружено не было.

Наиболее многочисленными среди изученных костей были таранные. Удалось установить различия в размерах, отражающие, вероятнее всего, половой диморфизм вида (рис. 46). К самкам степных тарпанов отнесены таранные длиной 54.8–60.2 мм при ширине 50–54 мм, к самцам — длиной 57.5–62.0 мм при ширине 54–58 мм. Таранные лесного тарпана были крупнее: наибольшая длина — 63.8 мм, ширина — 64.5 мм (Паавер, 1965). Установлено также, что тарпаны, обитавшие в голоценовое время на территории Воронежской области, были несколько крупнее распространенных на юге Украины (Кузьмина, Каспаров, 1987).

Рост тарпанов, живших в XVIII–XIX вв. в южнорусских, украинских и причерноморских степях, достигал 106–136 мм (Шатилов, 1884; Браунер, 1923). Рост голоценовых животных, рассчитанный по длине трубчатых костей конечностей по методике Витта (1952), составлял 120–130 см для степного тарпана и 125–135 см для лесного тарпана. Таким образом, отчетливо прослеживается измельчание тарпанов с севера на юг и на протяжении голоцена — от мезолита к современности.

Лесные тарпаны обитали с характерными представителями лесных биотопов: бобром, бурым медведем, зубром, лосем, благородным оленем, косулей, кабаном. Для степного тарпана обычными спутниками были зайцы, сурки, волки, лисы, куланы, сайгаки, туры и другие животные (Корнеев, 1953; Тимченко, 1972).

Нежелательную путаницу в трактовку систематического положения тарпана внес Гептнер (1955; Гептнер и др., 1961), объединив тарпана с лошадью Пржевальского в один вид. Вслед за ним ряд зарубежных систематиков, как, например, Нобис (Nobis, 1955, 1971), Дитрих (Dietrich, 1959), использовали это в своих работах.

Таблица 55

Размеры постоянных зубов нижней челюсти степного тарпана *Equus gmelini*

Промеры, мм	P_2		P_3		P_4		M_1		M_2		M_3	
	n	*M*	*n*	*M*	*n*	*M*	*n*	lim	*n*	lim	*n*	lim
Длина	1	34.0	1	29.0	1	26.5	3	26.0–28.0	6	23.0–26.8	2	29,2; 31.0
Ширина	1	19.0	1	20.5	1	20.0	3	16.0–17.8	6	14.5–16.8	2	12.0; 14.6
Длина постфлексида	1	15.0	1	13.3	1	10.3	1	–	1	–	1	9.8
Относит. длина постфлексида, %	1	44.1	1	45.9	1	38.9	1		1		1	31.6

Таблица 56

Размеры костей передней ноги степного тарпана *Equus gmelini*

Кость	Промеры, мм	*n*	lim	*M* ±*m*
Лопатка	Длина через лопаточную ось	1	–	305.0
Scapula	Ширина через лопаточный бугор	4	83.2–93.5	90.2±2.36
	Длина суставной поверхности	4	52.8–55.0	54.5±0.55
	Ширина суставной поверхности	4	45.6–49.0	47.2±0.70
Плечевая	Длина от головки	1	–	256.0
Humerus	Ширина нижнего эпифиза	3	68.0–72.7	70.6±1.37
	Поперечник нижнего эпифиза	1	–	75.2
Локтевая	Длина локтевого отростка	2	75.3; 78.0	
Ulna	Ширина локтевого отростка	2	38.5; 41.0	
Лучевая	Макс. длина	2	298.0; 315.0	
Radius	Ширина верхнего эпифиза	5	73.0–82.0	78.7±1.66
	Ширина диафиза	1	–	36.7
	Ширина нижнего эпифиза	9	68.0–79.0	74.0±1.01
Пястная	Макс. длина	5	179.0–212.5	210.2±1.64
Metacarpale	Ширина верхнего эпифиза	7	42.0–47.5	45.8±0.85
	Ширина диафиза	7	30.0–36.0	33.0±0.82
	Ширина нижнего эпифиза	6	41.2–48.5	45.7±1.09
	Поперечник нижнего эпифиза	4	31.2–36.0	34.0±1.02
Фаланга I	Длина	11	68.2–79.2	73.0±1.11
Phalanx I	Ширина верхнего эпифиза	11	48.0–56.0	53.7±0.70
	Ширина диафиза	11	34.0–38.0	36.3±0.41
	Ширина нижнего эпифиза	8	42.6–46.5	44.3±0.48
Фаланга II	Длина	7	31.0–39.0	35.3±1.25
Phalanx II	Ширина верхнего эпифиза	5	42.0–54.5	47.0±1.87
	Ширина диафиза	7	37.5–46.0	42.5±1.46
	Ширина нижнего эпифиза	7	39.0–50.0	46.0±1.55
Фаланга III	Длина	3	51.5–57.0	53.8±1.64
Phalanx III	Длина суставной поверхности	3	48.0–52.0	49.8±1.17
	Ширина суставной поверхности	3	26.1–28.0	27.0±0.55
	Макс. ширина	2	73.0; 84.0	

Таблица 57

Размеры костей задней ноги степного тарпана *Equus gmelini*

Кость	Промеры, мм	*n*	lim	*M* ±*m*
Бедренная	Длина от головки	1	–	338.0
Femur	Ширина нижнего эпифиза	1	–	85.0
Большая берцовая	Макс. длина	1	–	337.0
Tibia	Ширина верхнего эпифиха	2	88.0; 100.0	94.0
	Поперечник верхнего эпифиза	1	–	87.0
	Ширина нижнего эпифиза	8	68.0–74.2	71.0±0.77
	Поперечник нижнего эпифиза	7	43.0–47.5	44.3±0.70
Таранная	Макс. длина	18	52.8–62.0	58.1±0.48
Astragalus	Ширина дистального конца	18	50.0–58.0	54.3±0.52
Пяточная	Макс. длина	6	102.5–109.0	106.2±0.91
Calcaneus	Ширина суставной части	5	49.8–53.0	51.3±0.68

Продолжение табл. 57

Кость	Промеры, мм	*n*	lim	*M* ±*m*
Плюсневая	Макс. длина	1	–	250.0
Metatarsale	Ширина верхнего эпифиза	1	–	47.3
	Ширина диафиза	1	–	29.2
	Ширина нижнего эпифиза	1	–	46.0
Фаланга I	Длина	7	64.0–71.8	69.2±1.19
Phalanx I	Ширина верхнего эпифиза	7	48.5–54.0	50.8±0.86
	Ширина диафиза	7	32.0–35.0	33.2±0.45
	Ширина нижнего эпифиза	7	39.5–44.6	41.7±0.98
Фаланга II	Длина	4	30.0–33.8	32.6±0.87
Phalanx II	Ширина верхнего эпифиза	4	41.0–52.0	44.6±2.19
	Ширина диафиза	4	36.0–43.3	38.4±1.65
	Ширина нижнего эпифиза	4	38.5–40.2	41.0±1.78
Фаланга III	Длина	1	–	54.0
Phalanx III	Длина суставной поверхности	1	–	41.0
	Ширина суставной поверхности	1	–	27.0
	Макс. ширина	1	–	71.0

Видовая самостоятельность тарпана и его отличия в строении черепа, зубов и костей конечностей от лошади Пржевальского несомненны, что было неоднократно показано в работах Антониуса (1912), Браунера (1923), Румянцева (1935), Громовой (1959, 1963, 1965), Кузьминой (1989).

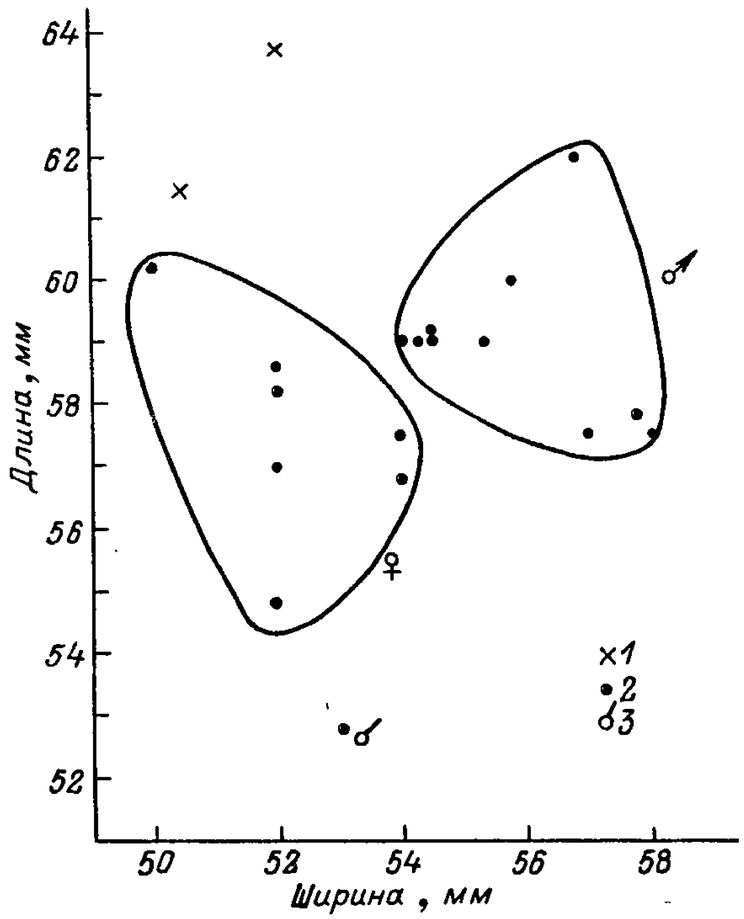


Рис. 46. Размеры таранной кости тарпана:
1 — лесной тарпан, неолит; *2* — степной тарпан, мезолит, неолит; *3* — последний степной тарпан, № 521 в колл. ЗИН РАН (кастрирован в возрасте 4 лет)

3.7. Древняя домашняя лошадь — *Equus (Equus) caballus* L., 1758

В 1988 г. археолог Зайберт (1993) предложил мне осмотреть черепа и кости конечностей лошадей, добытых при раскопках поселения Ботай в Северном Казахстане, относящегося к III тыс. до н. э. и расположенного на правом берегу р. Иман-Бурлук, правого притока р. Ишим, в 15 км к юго-востоку от с. Никольское Володарского района Кокчетавской области. Требовалось установить, каким лошадям (диким или домашним) принадлежали эти остатки. Для измерений была взята небольшая часть костного материала: 3 черепа, 4 затылочных части черепа, 50 верхних и 46 нижних предкоренных и коренных зуба, 325 трубчатых костей передней и задней конечностей. Для сравнения измерены серии костей по широкопалой и уральской лошадям, лошади Пржевальского и кулана. Для морфологической характеристики древнейших домашних лошадей Восточной Европы, Предуралья, Среднего Поволжья, Алтая и Средней Азии использованы данные Витта (1952), Цалкина (1958, 1970а, 1970б), Бибиковой (1967, 1970), Петренко (1984).

Череп

По массивности череп ботайской лошади занимал промежуточное положение (табл. 58). Он был короче, чем череп позднеплейстоценовой широкопалой лошади (основная длина которого доходила до 530 мм),

Таблица 58

Размеры черепа домашней лошади *Equus caballus*

Промеры, мм	Ботай, Северный Казахстан			Тарпан, № 521 колл. ЗИН РАН
	n	lim	*M* ± *m*	
Основная длина	1	–	490.0	468.0
Длина твердого неба	3	260.0–271.0	267.0±3.51	252.0
Длина верхнего зубного ряда с резцами	3	308.0–318.0	312.0±3.06	288.0
Длина ряда коренных	4	177.0–186.0	180.8±1.93	171.0
Длина диастемы	3	91.0–105.0	96.7±4.26	84.0
Длина хоан	3	62.0–68.0	65.7±1.86	50.0
Ширина хоан	3	48.0–51.0	50.0±1.00	47.0
Ширина в резцах	3	71.0–75.0	73.3±1.20	66.0
Межглазничная ширина	3	146.0–148.0	147.0±0.58	139.0
Заглазничное сужение	3	82.0–90.0	86.7±2.40	78.0
Ширина в глазницах	3	212.0–220.0	216.7±2.40	201.0
Горизонтальный диаметр глазницы	2	60.0; 65.0	62.5	60.0
Вертикальный диаметр глазницы	2	53.5; 61.5	57.5	53.0
Ширина мозговой коробки	2	112.0; 115.0	113.5	101.0
Ширина в сочленовных мыщелках	3	205.0–214.0	209.0±2.65	192.0
Ширина в слуховых трубках	5	118.0–126.0	122.2±1.84	110.0
Высота в носовых костях	3	100.0–105.0	102.0±1.53	86.0
Высота за последним коренным	3	128.0–140.0	133.3±3.53	115.0
Высота в основной затылочной кости	6	100.0–115.0	107.1±2.07	95.0

и уральской, у которой он равнялся 517 мм. У сравнительно крупноголовой лошади Пржевальского этот промер составлял в среднем 481.5 мм (по 22 экз.), а у кулана — 445.8 мм (по 26 экз.). Длина ряда коренных соответственно была у широкопалой 195 мм, уральской — 176 мм, ботайской — 180.8 мм, лошади Пржевальского — 177.7 мм, у кулана — 163.7 мм. Ширина мозговой коробки у широкопалой лошади была 120 мм, уральской — 112 мм, у ботайской — 115 мм, лошади Пржевальского — 112.5 мм, у кулана — 98 мм. Ширина черепа, измеренная в сочленовных мыщелках, отразила ту же зависимость. У широкопалой лошади она была 213 мм, уральской — 207 мм, у ботайской — 209 мм, лошади Пржевальского — 199.5 мм, кулана — 183.6 мм. Высота черепа за последним коренным у широкопалой лошади была 128 мм, уральской лошади — 118 мм, у ботайской — 133.3 мм, у лошади Пржевальского — 125 мм, у кулана — 124.4 мм.

Таким образом, сравнение даже небольшого количества промеров черепа по трем параметрам показало, что череп ботайской лошади не тождествен ни одному из перечисленных видов. Обращает на себя внимание увеличение ширины и высоты (а, значит, и объема) мозговой части черепа ботайской лошади: у нее она — наибольшая из всех сравниваемых видов. При сравнении с черепом тарпана последний был мельче по всем промерам (см. табл. 53, 58).

Попробуем сравнить размеры черепа ботайской лошади с черепом домашней лошади из поселения Дереивка, расположенного на правом берегу Днепра, в среднем его течении, примерно в 70 км от г. Кременчуга и датируемого второй половиной IV тыс. до н.э. Череп лошади из Дереивки тоже крупный, основная длина его 500 мм. Для него характерны узкая вытянутая лицевая часть, укороченный зубной ряд, широкая мозговая коробка.

Степень вытянутости лицевой части черепа может характеризовать длина твердого неба. У лошади из Дереивки она около 270 мм, у ботайской лошади — 260–271 мм. Длина диастемы лошади из Дереивки — 108 мм, у ботайской лошади — 96.7 мм, у лошади Пржевальского и кулана соответственно 87.8 мм и 82.8 мм. Длина диастемы относительно основной длины черепа у лошади из Дереивки составляла 21.6%, у ботайской лошади — 19.7%, на черепах курганных и киргизских лошадей эта величина колебалась от 17.9 до 23.2% и в среднем составляла 21%. У диких лошадей — уральской, Пржевальского и кулана — относительная длина диастемы была соответственно 19.9; 18.2; 18.4%, т. е. немного короче.

По длине ряда коренных лошадь из Ботая приближалась к лошади Пржевальского. Однако относительная длина ряда коренных ботайской лошади составляла 36.1% от основной длины черепа, тогда как относительная длина верхнего зубного ряда лошади Пржевальского была 37.9–39.8%. Зубной ряд лошади из Дереивки был короче — 170 мм, что составляло 34% основной длины черепа.

ИЛЛЮСТРАЦИИ

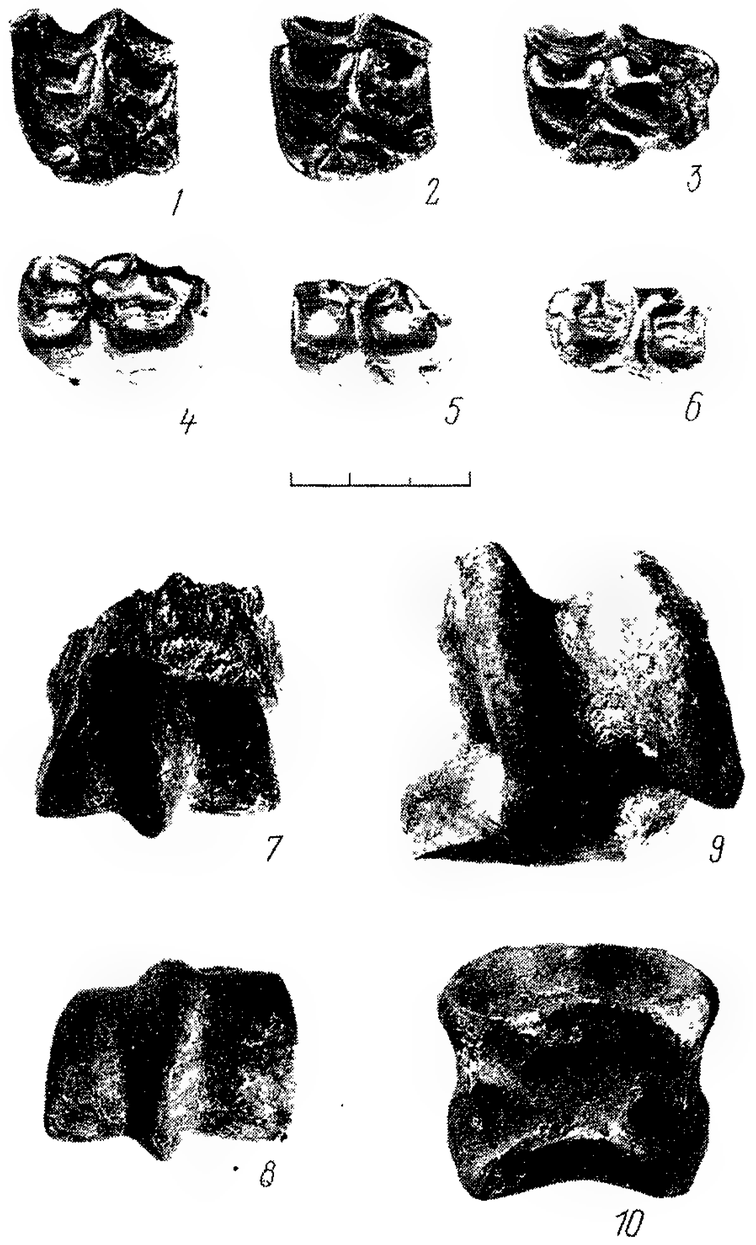


Рис. 8. Зубы и кости конечностей лошади Стенона *Equus stenonis* Cocchi, найденные в Закавказье возле пос. Пойлу, колл. ЗИН РАН, № 33821:

1–3, M1 , M2 , M3· левые; *4, 5 — P*/3, *M*/1, 2 левые; *6 — M*/1,2 правый; *7* — дистальный конец правой пястной, спереди; *8* — тот же фрагмент, снизу; *9* — левая таранная; *10* — вторая фаланга левая передняя.



Рис. 9. Метаподии лошади Стенона *Equus stenonis* Cocchi, найденные в Закавказье возле пос. Пойлу, колл. ЗИН РАН, № 33821:
1 — левая пястная; *2* — правая плюсневая кость.

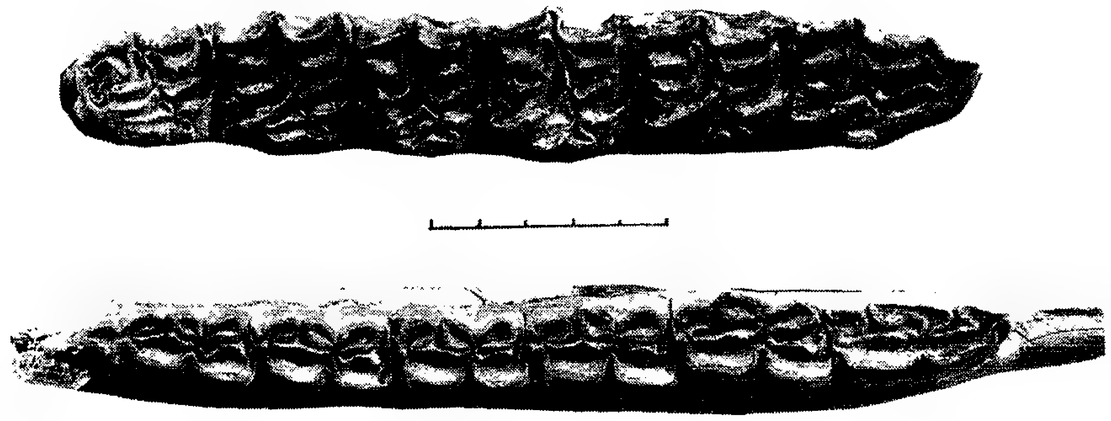


Рис. 10. Верхний и нижний зубной ряд санменской лошади *Equus sanmeniensis* Teilhard et Piveteau, N 26541 в колл. ЗИН РАН

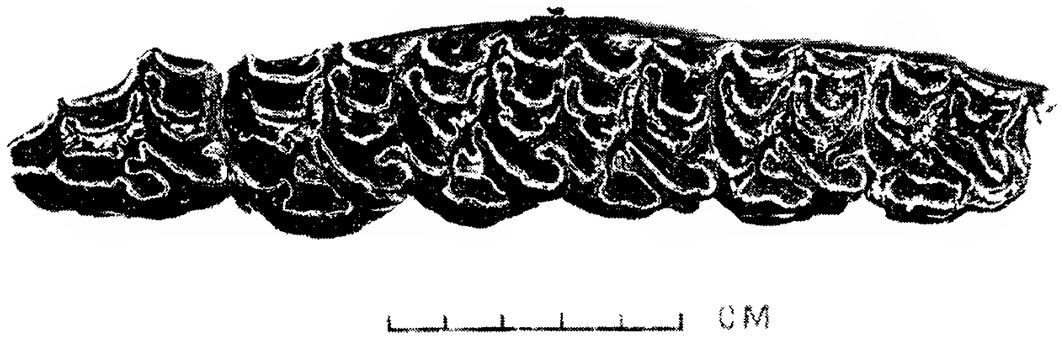


Рис. 12. Верхний зубной ряд колымской лошади *Equus coliemensis* Lasarev
Фото П. А. Лазарева


1


2


3


4


5


6

Рис. 13. Верхние и нижние зубы мосбахской лошади *Equus mosbahensis* Reichenau из Рандерзакера:

1 – *M2/* и *M3/* правые, № 335; *2* — *P3/* или *P4/*, правые и левые; *3* — *M1/* или *M2/*, левые. Правые нижние зубные ряды: *4* — *P/2–M/2*, № 342; *5* — *P/3–M/3*; *6* — *P/2–M/3*, № 622 (по Nobis, 1981).


1


2

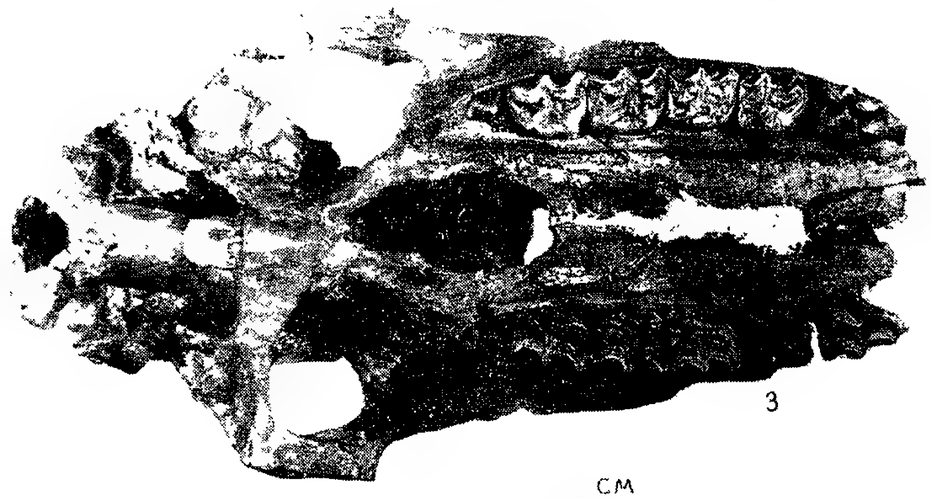


Рис. 18. Череп широколобой лошади *Equus latipes* Gromova, колл. ЗИН РАН, № 25847:

1 вид сверху, *2* — сбоку, *3* - снизу.

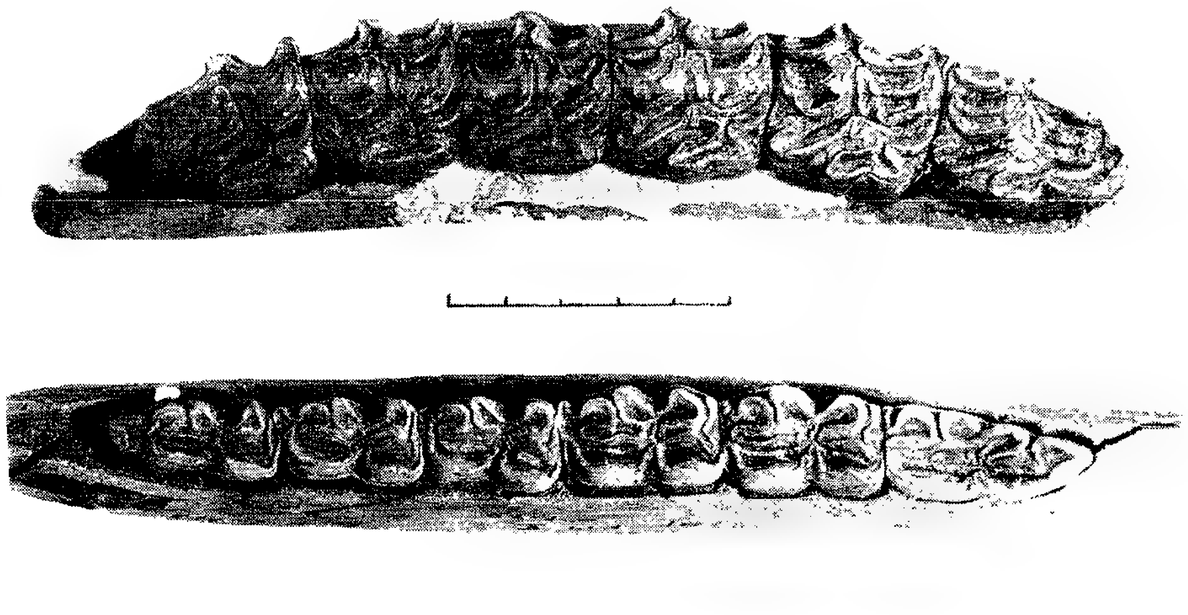


Рис. 19. Правые зубные ряды широкопалой лошади *Equus latipes* Gromova: верхний № 34245, нижний № 28281 в колл. ЗИН РАН.

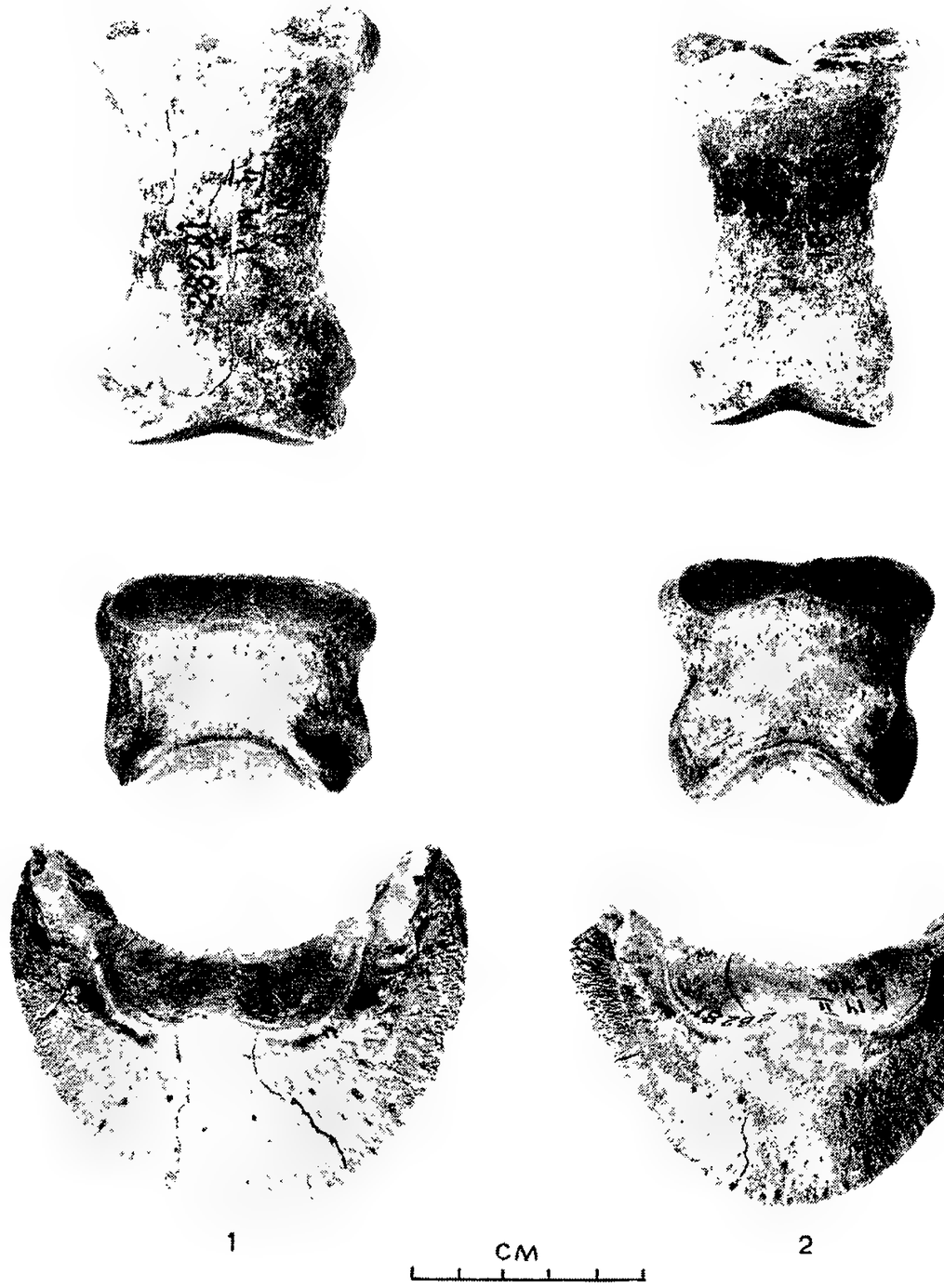


Рис. 25. Первая, вторая и третья фаланги передней (*1*) и задней (*2*) конечности широкопалой лошади *Equus latipes* Gromova.

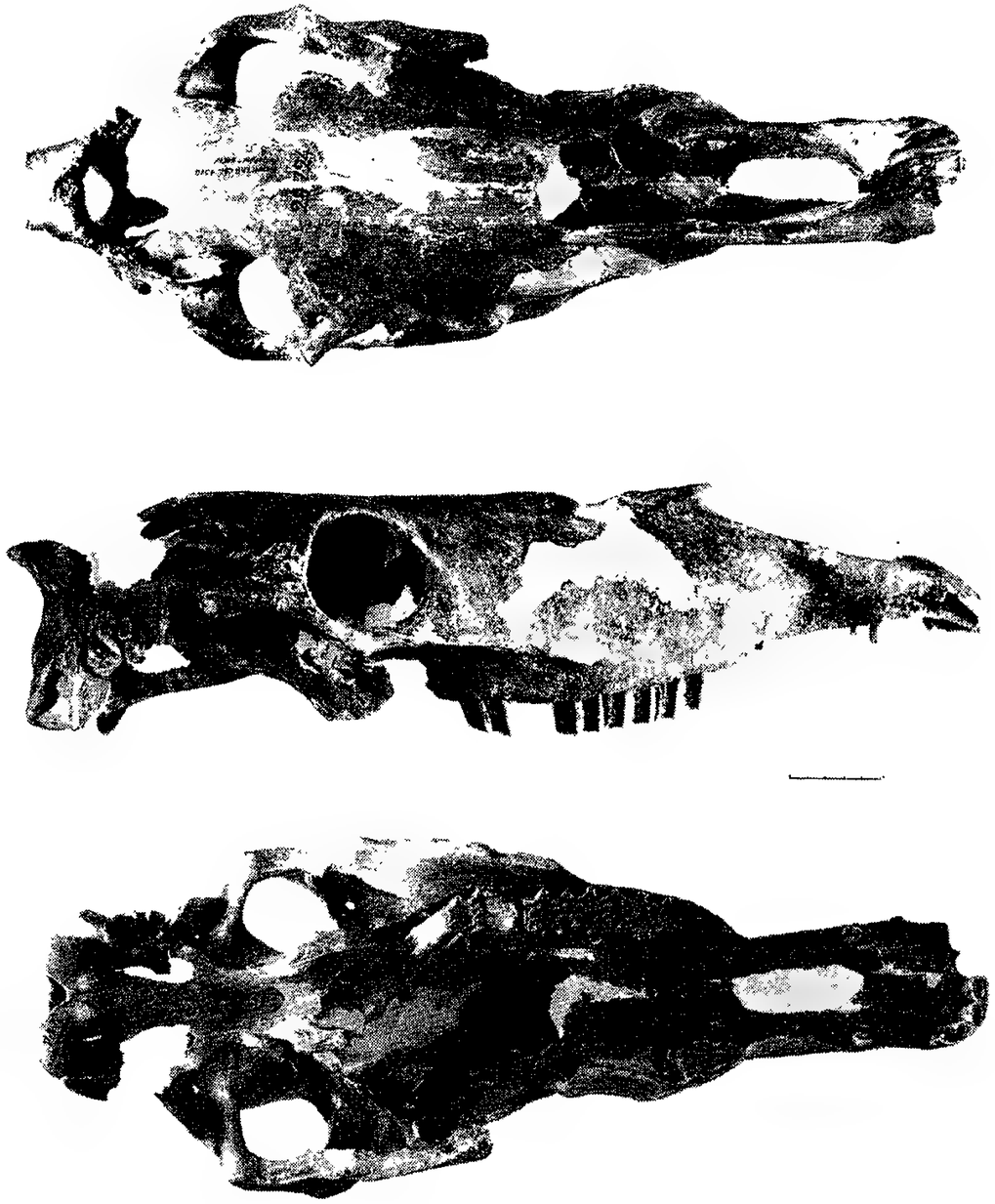


Рис. 27. Череп уральской лошади *Equus uralensis* Kuzmina. Поздний плейстоцен, пещера «Черные кости» Пермской области, № 29724 в колл. ЗИН РАН, голотип

Вид сверху, сбоку, снизу.

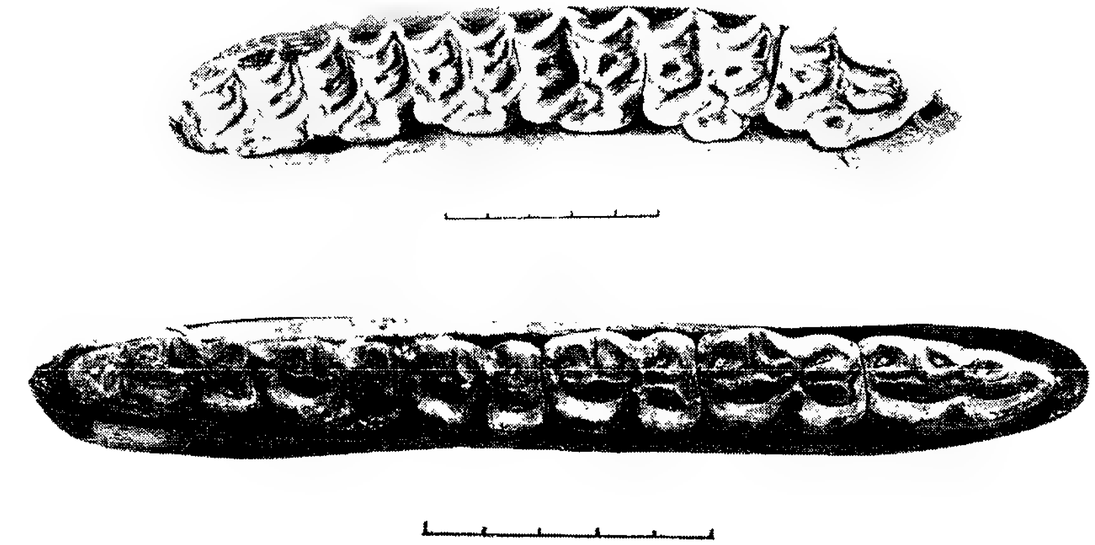


Рис. 28. Правые зубные ряды уральской лошади *Equus uralensis* uralensis Kuzmina из Предуралья Пермской области:

верхний № 31607 (25) и нижний № 31607 (256) в колл. ЗИН РАН.

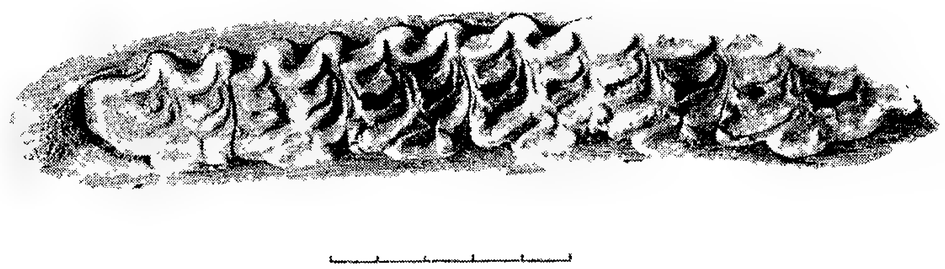


Рис. 29. Правый верхний зубной ряд уральской лошади *Equus uralensis levis* subsp. nov. из Зауралья, грот Безымянной Екатеринбургской области № 31800 (75) в колл. ЗИН РАН.

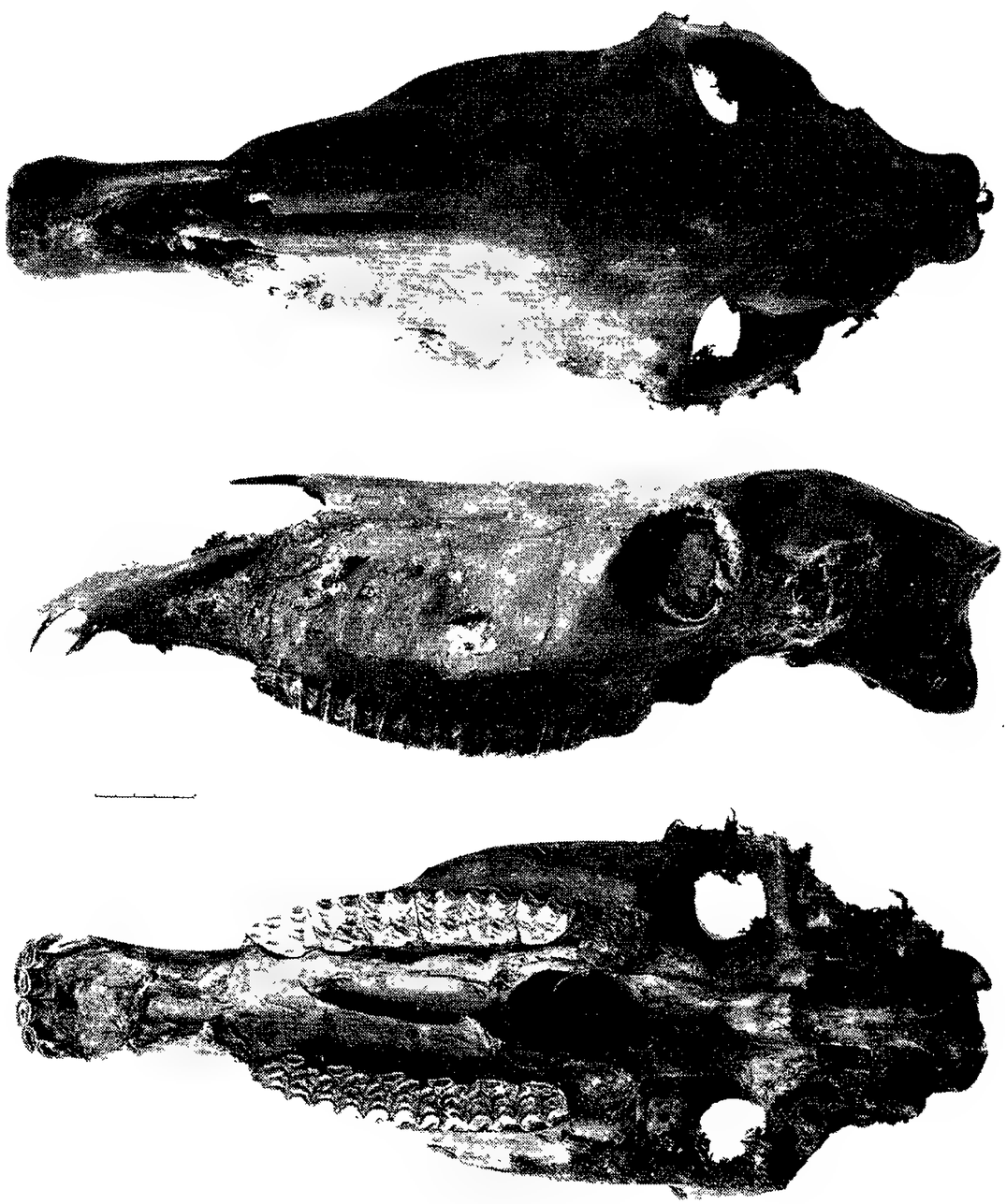


Рис. 38. Череп ленской лошади *Equus lenensis* Russanov, № 32300 в колл. ЗИН РАН
Вид сверху, сбоку, снизу

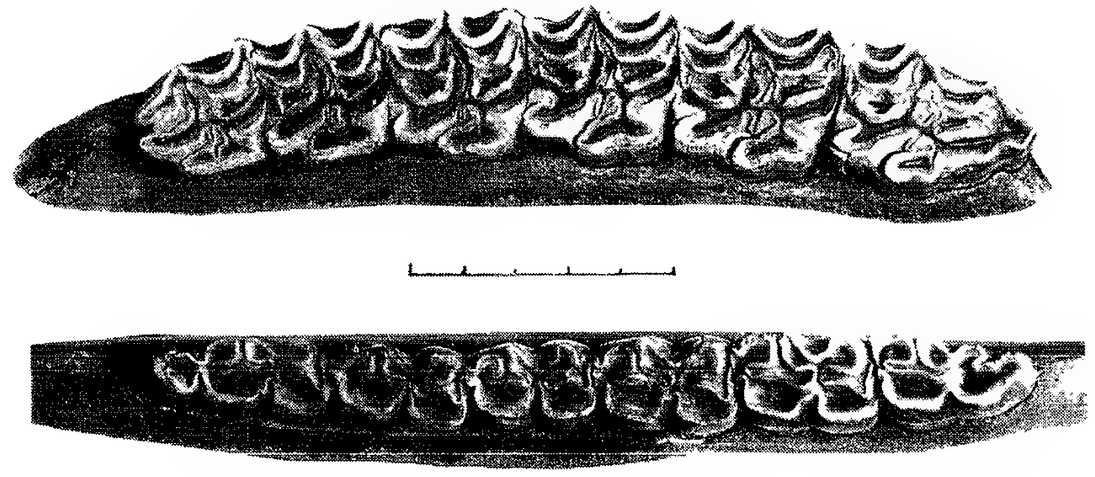


Рис. 39. Правые зубные ряды ленской лошади *Equus lenensis* Russanov:
верхний № 28825 и нижний № 4259а в колл. ЗИН РАН

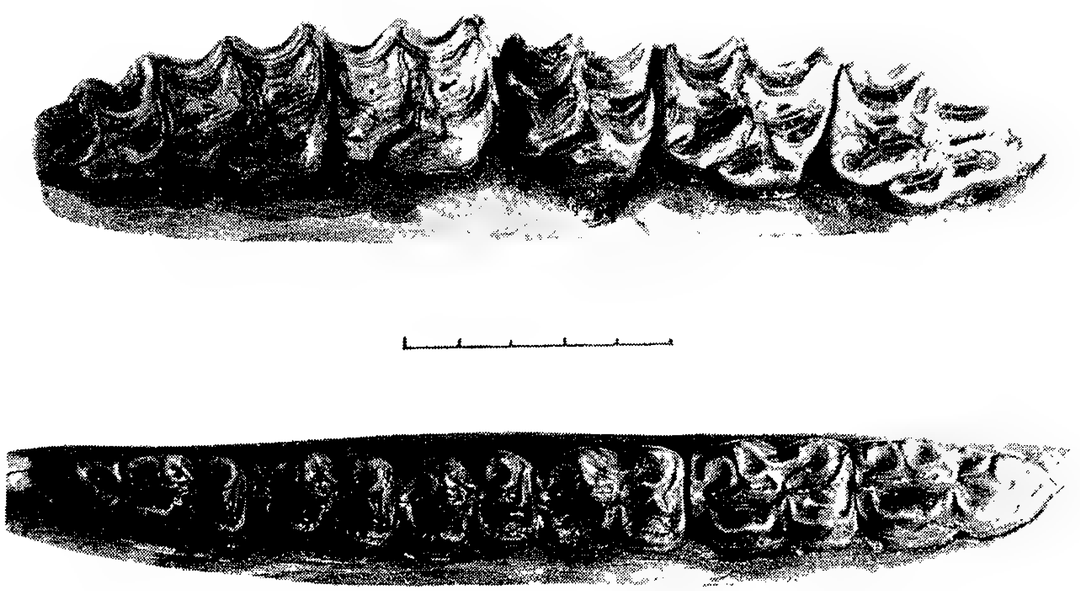


Рис. 44. Правые зубные ряды уссурийской лошади *Equus dalianensis* Zhow, Sun, Xu, Li:
№ 33127 (2 и 35) в колл. ЗИН РАН

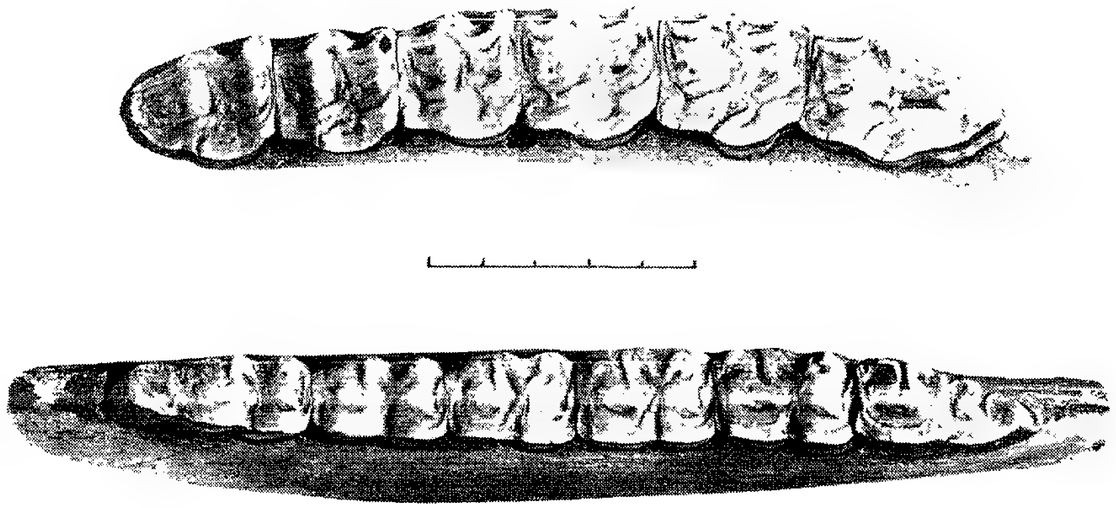


Рис. 45. Правые зубные ряды тарпана *Equus gmelini* Antonius, № 521
в колл. ЗИН РАН

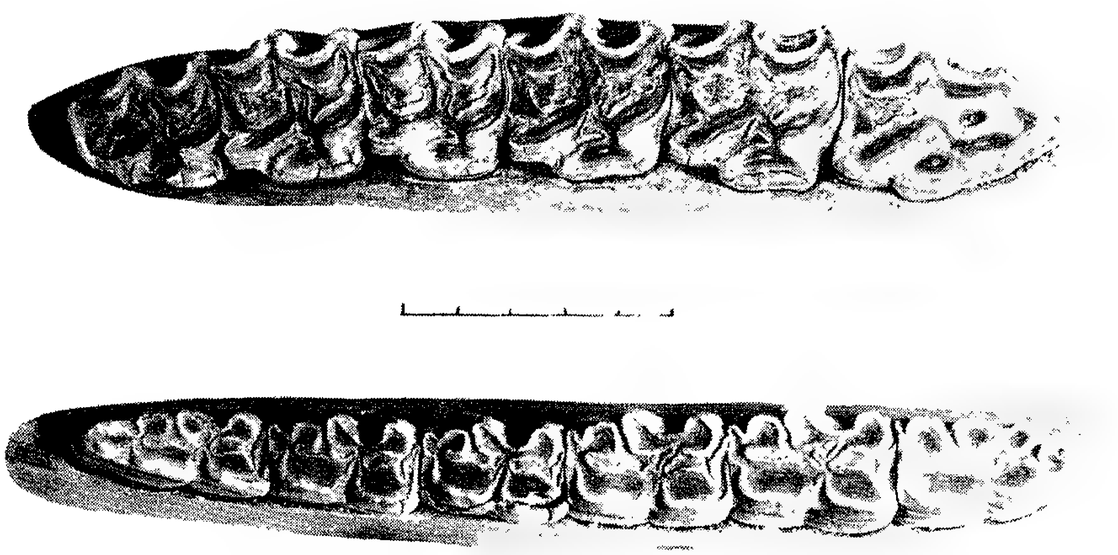


Рис. 47. Правые зубные ряды лошади Пржевальского *Equus przewalskii* Poljakov
№ 5214 в колл. ЗИН РАН.

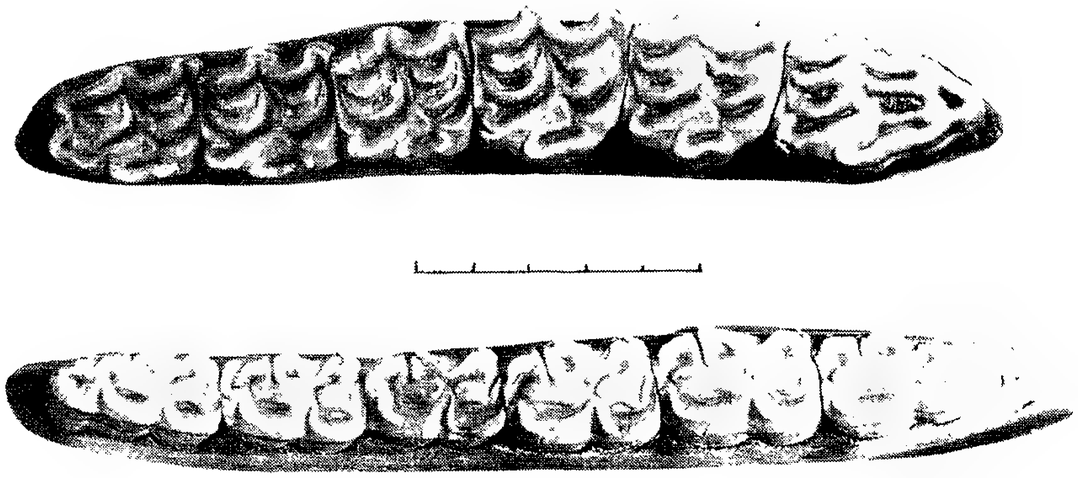


Рис. 52. Правые зубные ряды кулана *Equus hemionus* Pallas № 14741
в колл. ЗИН РАН.

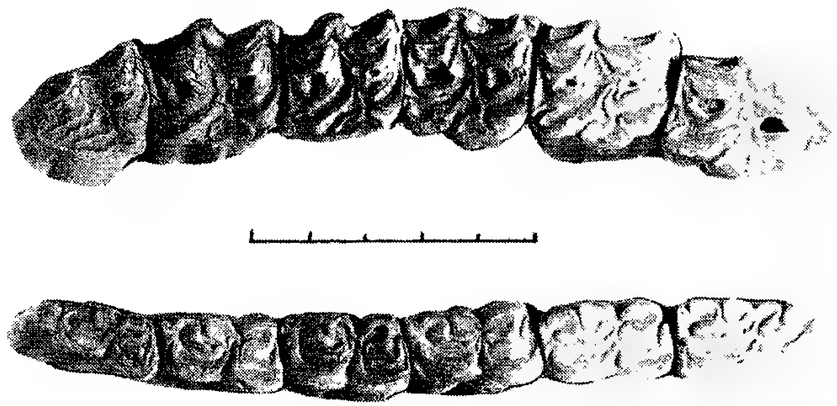


Рис. 60. Правые зубные ряды плейстоценового осла
Equus hydruntinus Regalia из Крыма, № 31781 в колл. ЗИН РАН.

Сравнение размеров зубов верхней челюсти показало, что у ботайской лошади они были такие же крупные, как у лошади Пржевальского. Однако абсолютная и относительная длина протокона на всех предкоренных и коренных зубах и ботайской лошади была заметно меньше, чем у лошади Пржевальского (табл. 59). Так, на *P*3/ длина протокона у ботайской лошади — 12.7 мм (40.6%), у лошади Пржевальского — 13.6 мм (45.6%); на *P*4/ аналогичные данные у ботайской лошади — 13.6 мм и 46.9%, а у лошади Пржевальского — 13.9 мм и 49.8%; на *M*1/ — 13.1 мм и 49.8% — у ботайской и 13.5 мм и 53% — у лошади Пржевальского и т. д.

При определении изолированных зубов нижней челюсти я столкнулась с некоторыми трудностями, поэтому в табл. 60 приведены размеры *P*/2 и *M*/3 как не вызывающие сомнений, а размеры *P*/3 и *P*/4, а также *M*/1 и *M*/2 объединены. Размеры постоянных зубов нижней челюсти ботайской лошади сходны с размерами тех же коренных лошади Пржевальского. Отличия наблюдались в абсолютной и относительной длине задней долинки. Она была короче у ботайских лошадей. Так, длина задней долинки на *P*/2 у ботайских лошадей была 15.8 мм (48%), у лошади Пржевальского — 16.8 мм (50.2%); на *P*/3–4 — 11.0–15.5 мм (36.7–52.0%) у ботайской и 12.2–15.6 мм (44.7–57.3%) у лошади Пржевальского; на *M*/1–2 — 9.0–12.5 мм (34.0–55.6%) у ботайской и 9.8–12.5 мм (39.8–50.6%) — у лошади Пржевальского.

Подводя итоги сравнения некоторых абсолютных и относительных размеров черепа и зубов диких и домашних лошадей, можно сказать, что череп лошади Ботая при всей его массивности и крупнозубости отличался удлиненностью лицевой части, некоторым укорочением длины зубного ряда, увеличением объема мозговой части черепа, укорочением протокона на верхних и задней долинки на нижних коренных зубах, что характерно для домашних лошадей. Очень много сходства в относительных размерах протокона и задней долинки у лошадей Ботая и тарпана, хотя у тарпана очень мелкие, а у ботайских лошадей очень крупные зубы.

Кости конечностей

Проведем такое же сравнение размеров и пропорций костей конечностей лошадей Ботая с аналогичными данными 4 видов диких лошадей и куланов, обитавших поблизости в относительно недавнем прошлом. Размеры костей передней ноги лошадей Ботая представлены в табл. 61. Они отличаются крупной величиной и лишь немного уступают размерам костей широкопалой лошади. Длина и ширина костей конечностей уральской лошади, лошади Пржевальского и кулана уменьшаются в той же последовательности. Так, ширина лопатки через лопаточный бугор по средним данным у широкопалой лошади — 99.4 мм, уральской — 93.1 мм, лошади Ботая — 94.9 мм, лошади Пржевальского — 86.1 мм, кулана — 76.1 мм. Ширина ниж-

Таблица 59

Размеры зубов верхней челюсти *Equus caballus* из Ботая

Промеры, мм	P^2			P^3			P^4		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Длина	8	39.0–41.5	39.4±0.31	13	29.5–33.0	34.4±0.29	15	27.5–31.5	28.9±0.32
Ширина	8	26.0–28.0	26.8±0.29	13	26.5–31.0	29.2±0.32	15	26.0–32.5	29.6±0.43
Длина протокона	8	9.0–11.0	9.7±0.32	13	11.8–14.0	12.7±0.23	15	11.8–16.2	13.6±0.28
Отиосит. длина протокона, %	8	22.8–28.2	24.5±0.71	13	36.3–43.8	40.6±0.64	15	42.1–54.4	46.9±0.93

Промеры, мм	M^1			M^2			M^3		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Длина	16	24.5–28.5	26.2±0.29	11	25.0±28.5	26.6±0.34	7	24.5–29.0	27.0±0.55
Ширина	16	26.0–29.5	27.9±0.25	11	26.0–29.0	27.3±0.25	7	20.0–25.0	22.8±0.77
Длина протокона	16	11.5–15.0	13.1±0.21	11	11.5–16.5	14.1±0.46	7	11.0–16.5	13.3±0.70
Относит. длина протокона, %	16	43.8–54.5	49.8±0.77	11	44.2±60.8	53.0±1.73	7	41.8–61.1	49.5±2.80

Таблица 60

Размеры зубов нижней челюсти *Equus caballus* из Ботая

Промеры, мм	P_2			P_{3-4}		
	n	lim	*M*	*n*	lim	*M*
Длина	3	31.5–34.0	33.0	23	27.0–31.5	29.5
Ширина	3	17.0–19.0	18.0	23	18.0–21.8	19.0
Длина задней долинки	3	15.0–16.5	15.8	23	11.0–15.5	13.5
Относит. длина задней долинки, %	3	44.1–50.8	48.0	23	36.7–51.9	46.0

Промеры, мм	M_{1-2}			M_3		
	n	lim	*M*	*n*	lim	*M*
Длина	17	26.0–29.0	27.6	3	31.0–35.0	33.0
Ширина	17	15.0–20.0	18.5	3	14.0–18.0	15.8
Длина задней долинки	17	9.0–12.5	11.6	3	10.0	10.0
Относит. длина задней долинки, %	17	33.9–55.6	42.1	3	29.0–32.2	29.9
Длина талонида	–	–	–	3	3.0–10.5	7.8

него эпифиза плечевой кости у широкопалой лошади — 83.5 мм, уральской — 78.4 мм, лошади Ботая — 79.2 мм, лошади Пржевальского — 70.4 мм, кулана — 63.5 мм. Ширина верхнего эпифиза лучевой кости у широкопалой лошади — 91.6 мм, уральской — 84.9 мм, лошади Ботая — 79.2 мм, лошади Пржевальского — 76.4 мм, кулана — 70.5 мм. Длина пястной кости у широкопалой лошади — 235.2 мм, уральской — 217 мм, лошади Ботая — 226.6 мм, лошади Пржевальского — 219.9 мм, кулана — 221.6 мм. Максимальная ширина копытной фаланги передней ноги заметно отличалась у всех сравниваемых видов и была следующей: у широкопалой — 101.2 мм, уральской — 95 мм, лошади Ботая — 81.8 мм, лошади Пржевальского — 71.9 мм, кулана — 58.1 мм.

Таблица 61

Размеры костей передней ногн домашней лошадн *Equus caballus* из Ботая

Кость	Промеры, мм	Ботай, III тыс. до н.э.		
		n	lim	*M* ± *m*
Лопатка	Длина через лопаточную ось	1	–	334.0
Scapula	Ширина через лопаточный бугор	8	90.0–99.0	94.9±0.97
	Длина суставной поверхности	7	56.5–61.0	59.1±0.59
	Ширина суставной поверхности	8	45.0–52.0	49.0±0.80
Плечевая	Длина от головки	1	–	270.0
Humerus	Ширина нижнего эпифиза	17	74.0–83.0	79.2±0.67
	Поперечник нижнего эпифиза	16	82.0–93.5	88.1±0.81
Лучевая	Максимальная длина кости	–	–	–
Radius	Ширина верхнего эпифиза	8	83.0–95.0	86.8±1.30
	Поперечник верхнего эпифиза	8	43.0–50.0	47.2±0.93
	Ширина нижнего эпифиза	17	74.5–86.8	80.2±0.78
	Поперечник нижнего эпифиза	17	41.5–52.0	46.8±0.76
Пястная	Максимальная длина	33	215.5–239.0	226.6±1.06
Metacarpale	Ширина верхнего эпифиза	33	45.0–57.0	52.6±0.43
	Ширина диафиза	33	33.0–41.0	36.9±0.37
	Ширина нижнего эпифиза	33	46.0–56.0	51.3±0.34
Фаланга I	Длина по переднему краю	40	75.0–87.0	80.8±0.46
Phalanx I	Ширина верхнего эпифиза	40	51.0–61.0	56.2±0.40
	Ширина диафиза	40	35.0–43.0	37.8±0.28
	Ширина нижнего эпифиза	40	43.0–50.0	46.3±0.28
Фаланга II	Длина по переднему краю	35	34.0–45.0	38.1±0.35
Phalanx II	Ширина верхнего эпифиза	35	49.0–57.8	53.9±0.39
	Ширина диафиза	35	42.5–51.0	46.7±0.34
	Ширина нижнего эпифиза	35	47.0–56.0	51.0±0.34
Фаланга III	Длина по переднему краю	8	50.5–61.5	55.6±1.27
Phalanx III	Длина суставной поверхности	8	46.0–58.0	51.0±1.33
	Ширина суставной поверхности	8	25.0–31.0	28.0±0.85
	Максимальная ширина	8	75.0–89.5	81.8±1.94

Сходная зависимость наблюдалась в размерах костей задней конечности у всех сравниваемых групп лошадей (табл. 62). Так, ширина нижнего эпифиза бедренной кости у широкопалой лошади была 98.1 мм, уральской — 90.3 мм, лошади Ботая — 91.9 мм, лошади Пржевальского — 86.6 мм, кулана — 79 мм. Ширина нижнего эпифиза большой берцовой кости у широкопалой лошади — 80.4 мм, уральской — 74.4 мм, лошади Ботая — 76.6 мм, лошади Пржевальского — 69.9 мм, кулана — 62 мм. Длина таранной кости широкопалой лошади — 64 мм, уральской — 59 мм, лошади Ботая — 60 мм, лошади Пржевальского — 54 мм, кулана — 52.8 мм. Длина плюсневой кости широкопалой лошади — 281 мм, уральской — 263.5 мм, лошади Ботая — 270.5 мм, лошади Пржевальского — 261.6 мм, кулана — 259 мм. Ширина диафиза этой кости у широкопалой лошади — 36.2 мм, уральской — 33.9 мм, лошади Ботая — 35.3 мм, лошади Пржевальского — 29.8 мм, кулана — 25.5 мм. Соответственно, ширина

Таблица 62

Размеры костей задней ноги домашней лошади *Equus caballus* из Ботая

Кость	Промеры, мм	Ботай, III тыс. до н.э.		
		n	lim	*M* ± *m*
Бедренная	Длина от головки	2	352.0; 355.0	353.5
Femur	Ширина нижнего эпифиза	5	89.0–96.0	91.9±1.40
Большая	Максимальная длина	2	356.0; 361.5	358.8
берцовая	Ширина верхнего эпифиза	4	90.0–102.0	95.8±2.66
Tibia	Ширина нижнего эпифиза	14	72.8–82.0	76.6±0.82
	Поперечник нижнего эпифиза	14	44.5–53.0	47.9±0.73
Таранная	Максимальная длина	43	53.0–66.0	60.0±0.40
Astragalus	Ширина дистального конца	43	49.0–62.0	56.7±0.45
Пяточная	Максимальная длина	11	107.0–119.0	111.2±1.04
Calcaneus	Ширина суставной части	11	50.0–58.0	54.0±0.69
Плюсневая	Максимальная длина	19	264.0–275.0	270.5±0.83
Metatarsale	Ширина верхнего эпифиза	20	50.5–59.0	54.1±0.47
	Ширина диафиза	19	31.0–39.0	35.3±0.43
	Ширина нижнего эпифиза	19	50.0–56.0	52.4±0.32
Фаланга I	Длина по переднему краю	28	72.0–83.0	78.6±0.51
Phalanx I	Ширина верхнего эпифиза	28	52.0–62.0	56.5±0.52
	Ширина диафиза	28	33.5–40.0	36.9±0.32
	Ширина нижнего эпифиза	28	41.5–50.0	43.4±0.34
Фаланга II	Длина по переднему краю	32	35.0–42.0	39.2±0.32
Phalanx II	Ширина верхнего эпифиза	32	48.0–57.0	52.3±0.46
	Ширина диафиза	32	38.0–49.0	44.3±0.38
	Ширина нижнего эпифиза	32	42.5–54.0	48.8±0.47
Фаланга III	Длина по переднему краю	4	48.5–54.0	52.1±1.30
Phalanx III	Длина суставной поверхности	4	47.0–50.0	48.6±0.80
	Ширина суставной поверхности	4	23.5–27.5	25.9±0.85
	Максимальная ширина	4	66.5–75.5	70.5±1.87

фаланг лошади Ботая уступала размерам фаланг широкопалой лошади, но была более массивна, чем у уральской лошади, лошади Пржевальского и кулана. Максимальная ширина копытной фаланги у широкопалой лошади — 88 мм, уральской — 83.8 мм, лошади Ботая — 70.6 мм, лошади Пржевальского — 68 мм, кулана — 54 мм. Ширина копытных фаланг обеих конечностей, скорее всего, характеризует степень плотности грунта, по которому передвигалось животное, и уровень увлажненности климата. Так, широкопалая лошадь обитала в сравнительно теплом и влажном климате и передвигалась по относительно мягкому грунту. Уральская лошадь жила в более континентальном климате и передвигалась по более твердому грунту. Узкие, высокие, стаканообразные копыта лошади Пржевальского и кулана свидетельствуют о приспособлении этих животных к жизни в сухом, резко континентальном климате и перемещении по очень твердому грунту. Лошадь Ботая в этом отношении ближе к широкопалой и уральской лошадям.

Итак, сравнив размеры костей конечностей, становится ясно, что лошади Ботая не принадлежат ни к одному из перечисленных видов лошадей. Сравним их с древними домашними лошадьми. Наиболее древние остатки домашних лошадей в Восточной Европе немногочисленны. Они известны из поселений Молдавии и Украины, датируемых рубежом V–IV тыс. до н. э. (Флорешты) и серединой IV — началом III тыс. до н. э. (Карбуна, Лука-Врублевецкая, Болград, Озерное), по данным Бибиковой (1967, 1970) и Цалкина (1970а).

Рассмотрим некоторые размеры костей древнейших домашних лошадей. Ширина нижнего суставного блока плечевой кости лошади из поселения Болград — 79 мм; ширина верхнего конца лучевой кости лошади из Карбуни — 83 мм, из Озерного — 81.5 мм, что укладывается в пределы размеров ботайских лошадей. Такое же сходство можно усмотреть в размерах некоторых костей задней конечности. Так, ширина нижнего конца большой берцовой кости лошадей из Болграда была 72.5 мм, 74 мм, 75 мм; длина таранной кости — 54 и 61 мм; длина пяточной кости 104 и 112.5 мм, что также соответствует величине одноименных костей ботайских лошадей.

Большое совпадение размеров и пропорций пястных костей лошадей Украины, Предуралья и Ботая демонстрирует табл. 63. После этого остается заключить, что лошади Ботая были домашними животными. Пользуясь методикой Витта (1952), уточним рост ботайских лошадей. Судя по основной длине черепа (490 мм), высота в холке должна была составлять 140 см. По длине пястных костей (215–239 мм) она могла колебаться от 132 до 145 см. По длине большой берцовой кости (356 и 361 мм) и длине плюсневой (264–275 мм) высота в холке изменялась от 138 до 142–144 см. Суммируя эти данные, можно считать, что ботайские лошади имели рост от 132 до 145 см в холке, и в среднем он был 140 см. Такого же роста были лошади Дереивки. Основную массу их составляли животные ростом в холке

Таблица 63

Сравнение размеров и пропорций пястных костей древних домашних лошадей *Equus caballus*

Промеры (мм) и индексы	Поселение Дереивка, бассейн Среднего Днепра, IV тыс. до н. э. (Бибикова, 1970)			Стоянка «Виловатое», Самарская область, V–III тыс. до н. э. (Петренко, 1984)			Ботай, Северный Казахстан, III тыс. до н. э.		
	n	lim	*M*	*n*	lim	*M*	*n*	lim	*M*
Общая длиа	21	206.0–254.0	221.0	6	227.0–236.0	232.5	33	215.5–239.0	226.6
Ширина верхнего конца	21	47.0–56.0	52.9	6	53.0–57.0	55.0	33	45.0–57.0	52.6
Ширина диафиза	21	30.5–39.0	35.8	6	35.0–42.0	38.6	33	33.0–41.0	36.9
Ширина нижнего конца	21	47.0–55.5	51.2	6	50.0–55.0	53.2	33	46.0–56.0	51.3
Относит. ширина верхнего конца к общей длине, %	21	21.5–25.2	23.8	6	23.3–24.2*	23.6*	33	20.9–23.8	23.2
Относит. ширина диафиза, %	21	13.8–17.6	16.1	6	15.1–18.5	16.6	33	15.3–17.2	16.3
Относит. ширина нижнего конца, %	21	21.5–25.1	23.1	6	22.0–23.3*	22.9*	33	21.3–23.4	22.6

* Расчеты И. Е. Кузьминой.

133–140 см, тогда как более крупные (ростом выше 142 см) встречались гораздо реже. Средний рост дереивских лошадей был около 136 см. Древние домашние лошади Предуралья имели сходную высоту в холке.

Таким образом, в IV–III тыс. до н. э. на значительном протяжении от Прикарпатья до Северного Казахстана, с запада на восток и между 48° с.ш. и 53° с.ш., по-видимому, находилась область распространения древнейших домашних лошадей (см. рис. 76).

3.8. Лошадь Пржевальского — *Equus (Equus) przewalskii* Poljakov, 1881 (*E. caballus*: Lydekker, 1902. N 100. P. 680; *E. hagenbeki*: Matschie. 1903. Ser. 2. Bd. 2. P. 591; *E. ferus*: Antonius. 1912. Bd. 11. P. 516).

Н. М. Пржевальский в 1878 г., во время своего второго путешествия по Центральной Азии, увидел диких лошадей и получил от А. К. Тихонова в дар шкуру и череп одного животного. В 1881 г. И. С. Поляков по этим материалам описал новый вид лошади, дав ей имя Н. М. Пржевальского. Голотип из южной Джунгарии хранится в коллекцях отделения истории фауны лаборатории млекопитающих: череп № 512, шкура № 1523 в виде чучела в экспозиции музея. В отличие от домашней лошадь Пржевальского имеет короткую стоячую гриву, челка у нее отсутствует, хвост только до половины покрыт длинными волосами. Длина тела — 220–280 см, высота в холке — 120–146 см, вес — 200–300 кг. Голова крупная, уши короче, чем у кулана (14–18 см). Конец морды светлый, окраска тела желтая или рыже-желтая. Ноги от запястных и скакательных суставов черные. Вдоль спины от гривы до основания хвоста проходит темный «ремень». «Каштаны» — мозоли в проксимальной части конечностей — имеются на передних и задних ногах, что отличает лошадь Пржевальского от куланов и ослов.

Для изучения морфологических особенностей вида использованы черепа и скелеты из коллекций Зоологического института РАН, зоомузея МГУ, Украинского научно-исследовательского института животноводства степных районов «Аскания-Нова»: черепа №№ 5212, 5213, 5214, 5216, 5218, 17591, 27031, 27089, 32050, 31877, 32578 из коллекций ЗИН РАН; s-95921, s-115391 из коллекций МГУ; №№ 39-а, 173, 255, 313, 317, 378, 644, 2012, 2412 из коллекций заповедника «Аскания-Нова». Скелеты №№ 17591, 27031, 27088, 32050, 31877 из коллекций ЗИН РАН; s-95921, s-115391 из коллекций МГУ; №№ 173, 378, 2012, 2412 из коллекций заповедника «Аскания-Нова». Всего измерены 22 черепа и 11 скелетов взрослых животных, что по количеству превышает объем материала, использованного Громовой (1959, 1963) и Климовым (1982, 1985, 1990), подробно изучавших морфологию, экологию и разведение лошади Пржевальского в неволе.

Таблица 64

Размеры черепа и нижней челюсти лошади Пржевальского
Equus przewalskii

Промеры, мм	*n*	lim	*M* ± *m*
Основная длина	22	455.8–501.0	481.5±2.81
Длина твердого нёба	22	249.0–290.0	262.7±2.31
Длина верхнего зубного ряда	12	295.0–324.0	307.2±3.27
Длина ряда коренных	22	150.0–192.0	177.7±1.83
Длина диастемы	12	75.3–102.0	87.8±2.31
Длина хоан	12	50.0–70.0	62.7±1.51
Ширина хоан	21	43.0–54.5	49.0±0.64
Ширина в резцах	20	65.0–73.0	70.2±0.56
Межглазничная ширина	12	130.0–165.0	144.8±2.26
Заглазничное сужение	11	71.8–93.0	86.3±1.60
Ширина в глазницах	21	202.2–221.0	206.6±0.95
Горизонтальный диаметр глазницы	13	56.0–67.0	62.0±0.77
Вертикальный диаметр глазницы	22	53.0–61.0	56.6±0.42
Ширина мозговой коробки	9	94.4–108.7	101.4±1.76
Ширина в сочленовных мыщелках	22	189.0–206.0	199.5±1.04
Ширина в слуховых трубках	21	110.0–123.5	115.9±0.86
Высота в носовых костях	13	90.0–110.0	100.4±1.65
Высота за последним коренным	22	112.0–133.0	125.1±1.10
Высота в основной кости	20	94.0–105.5	100.5±0.80
Длина нижней челюсти	18	395.0–445.0	422.2±3.63
Длина зубного ряда с резцами	11	282.0–309.2	294.3±2.63
Длина ряда коренных	19	153.0–196.5	180.5±2.39
Длина диастемы	11	70.0–94.0	83.6±1.80
Длина симфиза	11	73.0–99.0	86.4±1.87
Ширина в резцах	18	57.0–69.0	66.0±0.71
Высота перед P_2	12	51.0–57.6	55.2±0.58
Высота челюсти между P_4 и M_1	19	63.0–90.5	80.1±1.38
Высота за M_3	12	98.0–123.7	109.2±1.97
Толщина ветви между P_4 и M_1	12	25.0–29.5	27.9±0.41

Череп лошади массивен, основная длина его — 455–501 мм, длина верхнего ряда коренных — 150–192 мм (рис. 47, *вклейка*; табл. 64). Обращают на себя внимание крупные размеры зубов, в особенности длина и ширина верхних коренных и предкоренных, а также относительная длина протокона, доходящая до 59.5–67% длины зуба (табл. 65). Внутренняя долинка верхних зубов двулопастная, с глубокой шпорой (кабаллоидной складкой). Протокон с вогнутой нижней стенкой. Впервые отмечено наличие рудиментарного *P*1/ в 6 случаях из 22 обследованных черепов, что составляет 27% встречаемости. Этот признак так же, как крупнозубость, свидетельствует о древнем происхождении лошади Пржевальского, хотя достоверными палеонтологическими данными мы не располагаем.

Длина нижнего ряда коренных составляет 153–196.5 мм. На нижних коренных зубах — двойная петля, характерная для подрода настоящих лошадей. Она состоит из петель разной формы — метаконид

Таблица 65

Размеры постоянных зубов верхней челюсти лошади Пржевальского *Equus przewalskii*

Промеры, мм	P^2			P^3			P^4		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Длина	21	36.2–46.5	40.0±0.52	22	26.5–34.2	30.0±0.40	22	21.2–31.2	28.0±0.45
Ширина	21	24.0–31.1	26.7±0.33	22	23.0–32.5	28.5±0.44	22	25.0–32.2	29.1±0.36
Длина протокона	19	8.4–11.5	10.1–0.18	22	11.6–16.3	13.6±0.29	22	11.0–15.6	13.9±0.25
Относит. длина протокона, %	19	20.9–28.9	25.3–0.50	22	38.5–57.7	45.6±0.93	22	40.0–59.5	49.8±1.04

Промеры, мм	M^1			M^2			M^3		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Длина	22	20.4–29.9	25.5±0.45	22	22.0–31.0	26.2±0.48	22	24.0–32.8	28.5±0.51
Ширина	22	25.0–31.0	28.0±0.36	22	23.0–29.5	26.8±0.36	22	20.0–27.0	24.2±0.35
Длина протокона	22	11.8–15.0	13.5±0.19	22	11.9–16.9	14.2±0.25	22	11.5–16.5	14.5±0.26
Относит. длина протокона, %	22	47.2–62.7	53.0±0.76	22	44.2–67.0	54.6±1.02	22	41.2–59.7	51.1±0.89

Таблица 66

Размеры постоянных зубов нижней челюсти лошади Пржевальского *Equus przewalskii*

Промеры, мм	P_2			P_3			P_4		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Длина	19	29.3–38.0	33.3±0.49	19	24.1–31.6	28.8±0.42	19	24.6 –30.8	28.0±0.34
Ширина	18	15.0–19.3	18.1±0.30	17	18.5–22.0	20.3±0.28	18	17.6–22.8	20.3±0.39
Длина постфлексида	9	15.5–18.5	16.8±0.34	9	13.0–18.2	15.2±0.48	9	12.5–17.0	14.4±0.49
Относит. длина, постфлексида %	9	44.3–55.6	50.2±1.37	9	43.3–57.6	52.0±1.53	9	44.6–55.2	49.8±1.30

Промеры, мм	M_1			M_2			M_3		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Длина	17	22.0–30.9	26.6±0.53	17	24.2–30.0	27.0±0.43	18	30.0–37.5	33.6±0.44
Ширина	16	16.7–21.0	18.9±0.33	18	15.6–20.0	17.9±0.34	18	13.8–17.8	15.7±0.25
Длина талонида	–	–	–	–	–	–	10	5.8–10.0	8.3±0.44
Длина постфлексида	9	7.4–11.8	9.9±0.49	9	9.0–13.6	11.0±0.49	9	8.5–13.6	11.5±0.54
Относит. длина постфлексида, %	9	28.5–44.0	37.3±1.67	9	33.1–45.3	39.8±1.27	9	25.9–36.8	33.3±1.34

округлый, метастилид — треугольной формы. Нижний край постфлексида слабо волнистый. Его длина постепенно уменьшается от *P*/2 к *M*/1, от 18 до 7 мм (табл. 66). Относительная длина постфлексида наибольшая на *P*/3 из предкоренных (52%) и *M*/2 из коренных (39.8%). Наружная долинка со шпорой, неглубокой на предкоренных. На коренных наружная долинка доходит до шейки двойной петли.

Жеребцы имеют клыки как в верхней, так и в нижней челюсти. В двух случаях обнаружены рудименты клыков в нижней челюсти у кобыл, что составляте 9% встречаемости.

Размеры костей передней и задней ноги указаны в табл. 67–68. Эти данные позволили проверить, соответствует ли высота в холке, измеренная по трупу, рассчитанной по длине трубчатых костей. Результаты сравнения приведены в табл. 69.

Со времени открытия лошади Пржевальского, т. е. с конца XIX в. до начала 40-х годов XX в., ареал ее сократился вдвое (см. рис. 26). В прошлом веке она обитала между предгорьями восточного Тянь-Шаня и монгольского Алтая. Самая северная точка, где была отмечена лошадь, лежала примерно у пересечения 46° с.ш. и 90° в.д. На востоке граница проходила по 95° в.д. Южной границей служили склоны Тянь-Шаня (около 44° с.ш.), а на западе она доходила до 86° в.д. Из очерченной области котловины Бурун-Хурай произошли все известные коллекционные и живые животные. Данные о встречах лошадей Пржевальского к северу и востоку от названных границ оказались ошибочными (Банников, Лобанов, 1980; Соколов, Орлов, 1980), поэтому ареал, приводимый в атласе Джордана (Jordan, 1969), может восприниматься только как гипотетический. Численнотвь лошади продолжала падать; в Монголии в настоящее время она, по-видимому, полностью исчезла. Из Китая имеются сведения о 8 встречах с лошадью Пржевальского в горах на границе с Монголией в 1980–1981 гг. Эти сведения нуждаются в проверке, так как речь, вероятно, может идти об одичавших домашних монгольских лошадях (Соколов, 1986). В настоящее время на 1 января 1995 г. в 100 зоопарках мира насчитывается 1219 лошадей Пржевальского (Volf, 1995). Ареал в плейстоцене изучен недостаточно (Кожамкулова, 1958).

В Джунгарской Гоби лошадь Пржевальского обитала в полупустыне и, отчасти, в каменистой пустыне с такырами и солончаками на высоте от 700 до 1800 м над ур.м., в холмистой местности по пологим склонам невысоких гор, перерезанных сухими оврагами. Подробная геоботаническая характеристика последнего ареала лошади Пржевальского показала, что лошадь не встречалась в крайне аридной, кустарничковой и полукустарничковой пустыне. В пределах зоны настоящих пустынь лошадь использовала только оазисы. Она предпочитала держаться в зоне пустынных степей и остепненных горных пустынь, богатых злаками — ковылем, типчаком, пыреем и другими растениями, хорошо поедаемыми лошадьми (Соколов и др., 1991).

Размеры костей передией иоги лошади Пржевальского *Equus przewalskii*

Кость	Промеры, мм	*n*	lim	*M* ±*m*
Лопатка	Длина через лопаточную ось	11	297.0–342.0	316.4±4.43
Scapula	Ширина через лопаточный бугор	11	76.0–92.0	86.1±1.40
	Ширина суставной поверхности	11	47.0–57.0	51.6±0.99
	Ширина суставной поверхности	11	42.0–48.2	45.0±0.53
Плечевая	Длина от головки	11	233.0–260.0	250.9±2.35
Humerus	Ширина нижнего эпифиза	11	66.0–73.8	70.4±0.84
	Поперечник нижнего эпифиза	11	71.0–84.0	79.5±1.15
Локтевая	Длина локтевого отростка	11	69.0–85.0	74.8±1.47
Ulna	Ширина локтевого отростка	11	40.5–47.0	44.1±0.61
Лучевая	Макс. длина	11	299.0–330.0	318.6±2.55
Radius	Ширина верхнего эпифиза	11	71.0–79.8	76.4±0.81
	Поперечник верхнего эпифиза	11	36.0–45.0	39.8±1.01
	Ширина диафиза	11	33.5–38.5	36.0±0.48
	Поперечник диафиза	11	23.0–27.0	25.1±0.49
	Ширина нижнего эпифиза	11	66.0–74.0	70.1±0.76
	Поперечник нижнего эпифиза	11	41.0–45.0	43.1±0.51
Пястная	Макс. длина	11	200.0–234.0	219.3±2.90
Metacarpale	Ширина верхнего эпифиза	11	45.0–52.5	49.0±0.68
	Поперечник верхнего эпифиза	11	30.8–35.0	33.3±0.55
	Ширина диафиза	11	28.5–33.0	31.0±0.41
	Поперечник диафиза	11	21.5–25.0	23.7±0.46
	Ширина нижнего эпифиза	11	42.0–49.0	46.2±0.70
	Поперечник нижнего эпифиза	11	30.0–36.5	34.3±0.84
Фаланга I	Длина	11	65.0–80.0	73.8±1.30
Phalanx I	Ширина верхнего эпифиза	11	45.6–53.0	50.5±0.69
	Ширина диафиза	11	29.0–35.1	32.3±0.61
	Ширина нижнего эпифиза	11	38.5–46.3	42.4±0.78
Фаланга II	Длина	11	31.5–38.0	35.5±0.53
Phalanx II	Ширина верхнего эпифиза	11	47.0–54.0	50.7±0.79
	Ширина диафиза	11	37.0–45.3	42.4±0.84
	Ширина нижнего эпифиза	11	39.2–51.8	47.5±1.21
Фаланга III	Длина	11	50.0–55.0	51.6±0.66
Phalanx III	Длина суставной поверхности	11	42.0–51.0	46.2±1.10
	Ширина суставной поверхности	11	24.5–28.2	26.2±0.42
	Макс. ширина	11	67.0–76.5	71.9±1.23

Климат в Заалтайской Гоби резко континентальный. Температура воздуха колеблется от –34° до +40° С. Многолетние среднегодовые величины осадков меняются на указанной территории от 20 мм в год на юге до 130 мм на севере. Выпадение осадков неравномерно по сезонам, более 80% годовой суммы составляют летние осадки (Пустыни Заалтайской Гоби, 1986).

В большинстве зоопарков, где теперь обитает лошадь Пржевальского, и даже в заповеднике «Аскания-Нова», отсутствуют условия, необходимые для оптимального существования вида: загоны малы и

Таблица 68

Размеры костей задией ноги лошади Пржевальского *Equus przewalskii*

Кость	Промеры, мм	*n*	lim	*M* ±*m*
Бедренная	Длина от головки	11	306.0–347.0	330.4±3.43
Femur	Ширина нижнего эпифиза	11	79.0–91.0	86.6±1.13
Большая берцовая	Макс. длина	11	311.0–345.0	330.7±3.18
Tibia	Ширина верхнего эпифиза	11	81.5–94.2	89.3±1.27
	Поперечник верхнего эпифиза	11	75.0–85.0	79.6±1.36
	Ширина диафиза	11	38.0–44.0	40.3±0.54
	Поперечник диафиза	11	29.0–34.0	31.6±0.62
	Ширина нижнего эпифиза	11	66.5–73.0	69.9±0.62
	Поперечник нижнего эпифиза	11	40.0–49.0	44.2±0.95
Таранная	Макс. длина	11	46.0–58.0	54.0±1.05
Astragalus	Ширина дистального конца	11	48.0–55.0	52.1±0.82
Пяточная	Макс. длина	11	94.0–108.0	100.7±1.38
Calcaneus	Ширина суставной части	11	40.0–51.0	47.7±1.19
Плюсневая	Макс. длина	11	242.0–276.0	261.7±2.52
Metatarsale	Ширина верхнего эпифиза	11	43.0–53.0	49.3±0.92
	Поперечник верхнего эпифиза	11	38.5–45.0	42.5±0.83
	Ширина диафиза	11	27.5–31.5	29.8±0.38
	Поперечник диафиза	11	26.0–29.0	27.7±0.39
	Ширина нижнего эпифиза	11	41.0–49.0	46.0±0.73
	Поперечник нижнего эпифиза	11	29.6–37.0	34.6±0.90
Фаланга I	Длина	11	67.0–77.0	71.8±1.06
Phalanx I	Ширина верхнего эпифиза	11	47.0–60.0	51.6±1.03
	Ширина диафиза	11	29.0–34.1	31.8±0.56
	Ширина нижнего эпифиза	11	37.0–45.0	40.6±0.74
Фаланга II	Длина	11	32.0–38.0	36.2±0.59
Phalanx II	Ширина верхнего эпифиза	11	46.7–52.5	49.8±0.62
	Ширина диафиза	11	36.0–42.6	40.0±0.71
	Ширина нижнего эпифиза	11	40.0–48.0	44.4±0.89
Фаланга III	Длина	11	50.0–58.7	54.3±0.98
Phalanx III	Длина суставной поверхности	11	40.0–46.0	43.0±0.82
	Ширина суставной поверхности	11	24.0–28.6	26.0±0.50
	Макс. ширина	11	62.0–72.0	68.0±1.06

Таблица 69

Высота в холке лошади Пржевальского *Equus przewalskii*

Промеры, мм		Высота в холке, см		
		рассчитана по Витту (1952)	фактическая	
Основная длина черепа	455–501	128–144	146–147*	(Грум–Гржимайло, 1896)
Плечевая, длина	233–260	128–136	120–146	(Банников, 1954)
Лучевая, длина	299–330	125–136	124–140	(Соколов, 1959)
Пястная, длина	200–234	125–144	115–146	(Гептнер и др., 1961)
Большая берцовая, длина	311–345	125–136	115–146	(Соколов, Орлов, 1980)
Плюсневая, длина	242–276	125–144	125–140	(Климов, 1990)

* Рост — 2 аршина с вершком (1 аршин — 71.12 см, 1 вершок — 4.45 см).

препятствуют подвижности, корма существенно отличаются от природных, нарушено социальное поведение животных — нет табуна. Важная причина наметившегося вырождения в неволе — близкородственное скрещивание от трех исходных пар на протяжении 13 поколений (Банников, Лобанов, 1980).

Изменился внешний облик животных. Длинная, волнистая и густая шерсть диких лошадей стала короткой, плотной и блестящей. Малая подвижность, обилие корма и мягкий климат Украины отразились на массе асканийских лошадей. У взрослых кобыл она повысилась на 18% и составляет в среднем 304 кг, а у жеребцов — на 4%, причем, если прежде они были тяжелее кобыл на 8%, то теперь стали легче них. Пропорции тела кобыл стали соответствовать индексам тяжеловозов, исчезла тонконогость. Длинноногость вольных лошадей Пржевальского превышала на 10% аналогичный показатель ахалтекинских и других верховых пород лошадей, теперь эти показатели снизились на 4–8% (Климов, 1982, 1985). Изменилась и величина копыт. У первых, пойманных в XIX веке, лошадей копыта были похожи на копыта куланов — узкие, стаканообразные. Теперь они стали намного шире, их площадь опоры превышает площадь копыта кулана в 1.5 раза. Аналогичны показатели и площади копытных фаланг.

При сравнении черепов лошадей, выросших в неволе и добытых в природе, было отмечено, что предкоренная длина увеличилась на 10%, длина верхнего зубного ряда уменьшилась на 4%, в большей степени за счет длины премоляров, который уменьшился на 9%. Высота черепа в *P2/* увеличилась на 6%. Длина нижней челюсти уменьшилась на 2%, длина ряда нижних предкоренных и коренных — на 8%. Длина диастемы увеличилась на 12%. Высота челюсти увеличилась на 8.8%. В целом характер изменений указывает на некоторую изнеженность и утрату крупнозубости, являющуюся одним из основ-

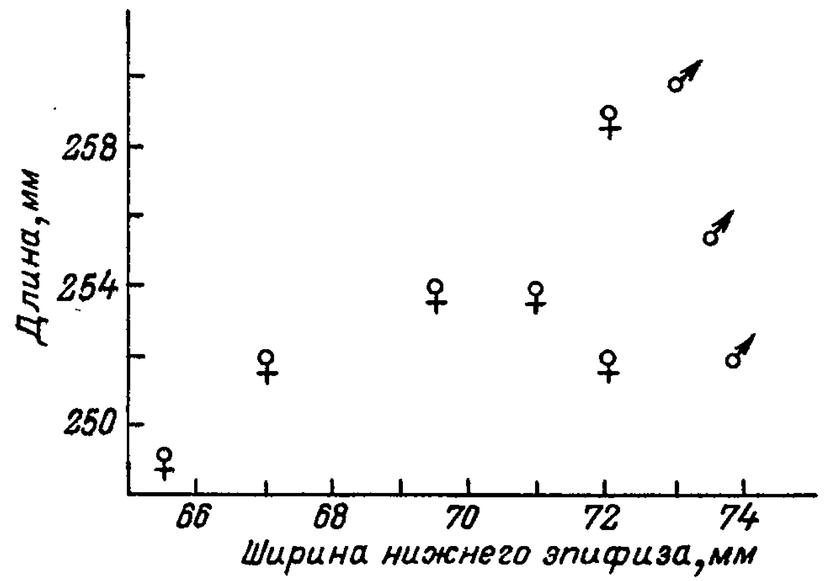


Рис. 48. Размеры плечевой кости лошади Пржевальского.

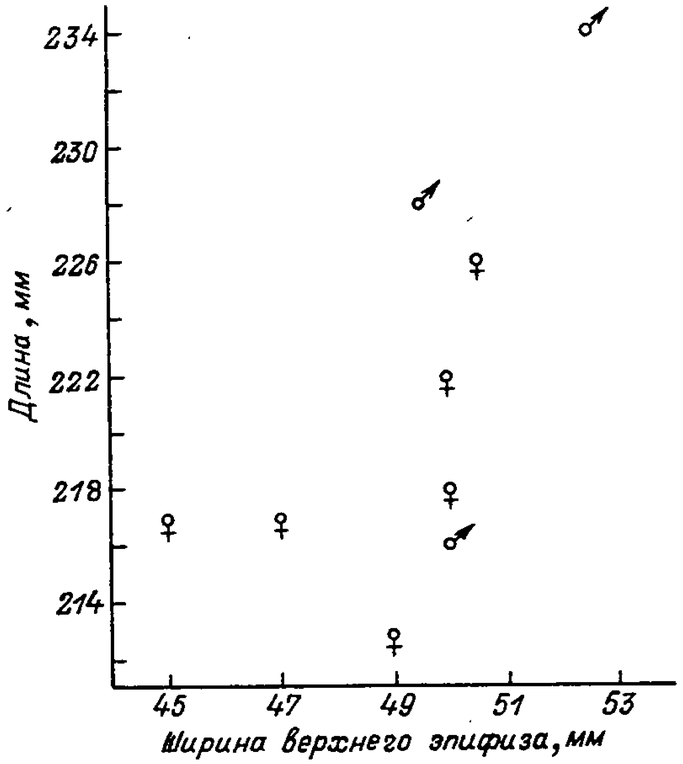


Рис. 49. Размеры пястной кости лошади Пржевальского.

ных отличительных признаков лошадей Пржевальского (Климов, Орлов, 1982).

Сравнение размеров костей конечностей у самцов и самок подтвердило укрупнение самок. Максимальные размеры костей самок приближались к размерам самцов, хотя средние размеры различались хорошо (рис. 48–51, табл. 70–78).

Морфологические изменения, возникшие у лошади Пржевальского почти за 80 лет обитания в полувольных условиях, показали, что они проявляются в размерах и пропорциях туловища, черепа и костей конечностей. Тем не менее, это не дает основания отражать установленную изменчивость в систематическом статусе вида. Назрела необходимость безотлагательного возвращения вида в естественные условия. обитания.

ПОДРОД ПОЛУОСЛЫ — *HEMIONUS* STEHLIN ET GRAZIOSI, 1935

3.9. Кулан, или джигетай — *Equus (Hemionus) hemionus* Pallas, 1775 (*E. ferus* Boddaert, 1785. T. 1. P. 159; *E. onager* Boddaert, 1795, ibid. P. 160; *E. asinus* Eversman. 1850. Ч. 2, с. 229; *E. onager*: Lydekker, 1904. V. 11. P. 590; *E. kianq*: Lydekker. 1916. V. 5. P. 11).

Голотип не выделен. Оригинальный материал (описание внешнего вида) из окрестностей оз. Торей-Нур, Забайкалье.

Едиственным представителем подрода полуослов является кулан. Этот подрод занимает промежуточное положение между настоящими лошадьми и ослами. Во внешнем виде кулана сочетаются признаки лошади и осла. Кулан отличается легкостью, стройностью, длинноногостью, узколобостью и горбоносостью, характерными для лошадей. На сходство с ослами указывает большая тяжелая голова, относительно длинные уши, довольно слабое развитие передней части тела. Окраска верха туловища и боков — от песчано-палевой до красновато-бурой. Грива короткая, стоячая; челки нет. Вдоль спины идет темно-бурая полоса (ремень). Удлиненные волосы хвоста на конце обра-

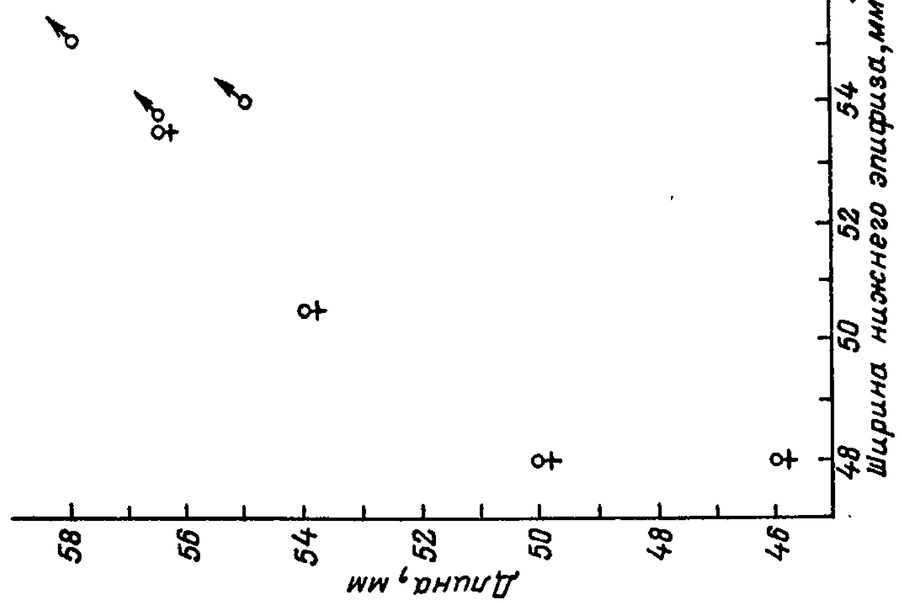


Рис. 51. Размеры таранной кости лошади Пржевальского.

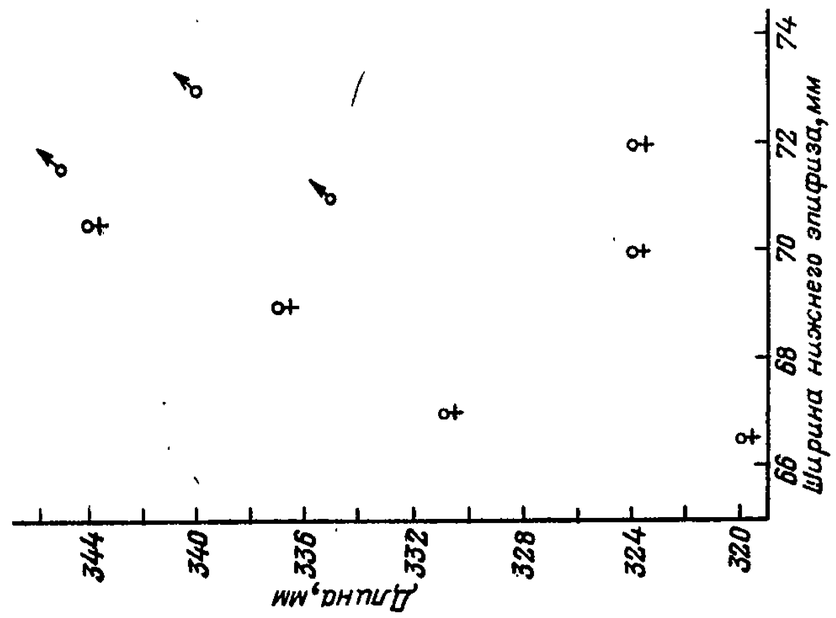


Рис. 50. Размеры большой берцовой кости лошади Пржевальского.

Таблица 70

Размеры плечевой кости лошади Пржевальского *Equus przewalskii*

Промеры, мм	Самки			Самцы		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Длина от головки	6	233.0–259.0	250.7±3.68	3	252.0–260.0	255.8±2.32
Ширина нижнего эпифиза	6	66.0–72.0	69.6±1.05	3	73.0–73.8	73.4±1.30
Поперечник нижнего эпифиза	6	71.0–82.0	78.9±1.69	3	81.0–84.0	82.8±0.92

Таблица 71

Размеры лучевой кости лошади Пржевальского *Equus przewalskii*

Промеры, мм	Самки			Самцы		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Макс. длина	6	299.0–330.0	316.8±4.46	3	322.0–326.0	323.7±1.20
Ширина верхнего эпифиза	6	71.0–79.0	75.4±1.09	3	79.0–79.8	79.3±0.27
Поперечник верхиего эпифиза	5	38.0–41.5	40.1±0.60	1	–	45.0
Ширина нижнего эпифиза	6	68.0–74.0	70.4±1.00	3	69.8–73.0	71.6±0.94
Поперечник нижнего эпифиза	5	41.0–44.0	42.9±0.71	1	–	44.0

Таблица 72

Размеры пястной кости лошади Пржевальского *Equus przewalskii*

Промеры, мм	Самки			Самцы		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Длина	6	200.0–226.0	216.7±3.63	3	216.0–234.0	226.0±5.29
Ширина верхнего эпифиза	6	45.0–50.5	48.6±0.88	3	49.5–52.5	50.7±0.93
Ширина диафиза	6	28.5–33.0	30.7±0.63	3	31.0–32.2	31.7±0.37
Ширина нижнего эпифиза	6	42.0–48.0	45.3±0.95	3	47.0–49.0	48.0±0.58

Таблица 73

Размеры третьей фаланги передней ноги лошади Пржевальского *Equus przewalskii*

Промеры, мм	Самки			Самцы		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Длина по передиему краю	4	50.0–53.0	51.0±0.71	3	50.0–55.0	52.7±1.45
Длина суставной поверхности	4	42.0–48.0	44.6±1.28	3	47.8–51.0	49.1±0.97
Макс. ширина	4	67.0–75.0	71.0±2.04	3	69.0–76.5	72.9±2.17

Таблица 74

Размеры бедренной кости лошади Пржевальского *Equus przewalskii*

Промеры, мм	Самки			Самцы		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Длина от головки	6	306.0–338.0	328.0±4.81	3	337.0–347.0	341.0±3.06
Ширина нижнего эпифиза	6	79.0–91.0	85.4±1.80	3	88.0–90.8	89.6±0.83

Таблица 75

Размеры большой берцовой кости лошади Пржевальского *Equus przewalskii*

Промеры, мм	Самки			Самцы		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Длина	6	311.0–344.0	328.5±4.71	3	334.5–345.0	339.8±3.03
Ширина верхнего эпифиза	6	81.5–93.0	87.7±1.80	3	93.0–94.2	93.6±0.35
Ширина нижиего эпифиза	6	66.5–72.0	69.2±0.86	3	71.0–73.0	71.8±0.60

Таблица 76

Размеры таранной кости лошади Пржевальского *Equus przewalskii*

Промеры, мм	Самки			Самцы		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Длина	5	46.0–56.5	52.1±1.85	3	55.0–58.0	56.5±0.87
Ширина нижнего эпифиза	5	48.0–55.0	51.0±1.42	3	53.6–55.0	54.2±0.42

Таблица 77

Размеры плюсневой кости лошади Пржевальского *Equus przewalskii*

Промеры, мм	Самки			Самцы		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Макс. длина	6	242.0–267.0	258.9±3.66	3	265.0–276.0	269.0±3.51
Ширина верхнего эпифиза	6	43.0–53.0	48.7±1.51	3	48.8–53.0	50.9±1.21
Ширина диафиза	6	28.5–31.5	29.6±0.62	3	30.0–31.5	30.8±0.44
Ширина нижнего эпифиза	6	41.0–47.0	45.0±0.93	3	46.5–49.0	47.6±0.74

Таблица 78

Размеры третьей фаланги задней ноги лошади Пржевальского *Equus przewalskii*

Промеры, мм	Самки			Самцы		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Длина по переднему краю	4	50.0–54.5	52.5±1.06	3	53.8–58.7	56.5±1.44
Длииа суставной поверхности	4	40.0–46.0	42.0±1.35	3	42.0–45.8	43.9±1.10
Макс. ширина	4	62.0–72.0	66.9±2.06	3	68.0–70.2	69.2±0.65

зуют или короткую кисть, развивающуюся на нижней трети репицы (у западных подвидов), или длинную кисть, которая начинает расти с верхней трети репицы (у восточных подвидов).«Каштаны» — только на передних ногах. Брюхо и внутренние стороны конечностей белые. Длина тела кулана — 200–260 см, высота в холке — 110–146 см, вес — 190–360 кг. Заметных различий в размерах самцов и самок нет.

Для изучения морфологических особенностей вида использованы черепа №№ 515, 520, 3874, 7192, 7193, 7197, 7780, 14741, 18460, 19046, 27139, 27140, 32047, 32113, 32270, 32275, 32276, 32277, 32279 — из коллекций ЗИН РАН; №№ 80а, 85, 188а, 189а, 197, 307, 322, 431 — из коллекций заповедника «Аскания-Нова». Скелеты №№ 5223, 14741, 19046, 31770, 31810, 32047, 32113, 32275, 32276, 32277, 32279 — из коллекций ЗИН РАН; s-49097, s-49098, s-40105, s-74800, s-74802, s-74803, s-74806, s-74807, s-93053, s-94400, s-102029 — из коллекций зоомузея МГУ; №№ 5939 и 6371 из собраний Института зоологии в Киеве. Всего измерены 27 черепов и 24 скелета взрослых куланов, из которых 6 черепов и 2 скелета относятся к подвиду «монгольский кулан *E. h. hemionus*»; 7 черепов и 2 скелета — к подвиду «северо-восточный кианг *E. h. holdereri*»; остальные 14 черепов и 20 скелетов — к подвиду «иранский (туркменский) кулан *E. h. onager*». Кроме того, изучено более 3000 полуископаемых остатков кулана из неолитических поселений, расположенных по левобережью нижней Волги и Северному Прикаспию, которых скорее всего можно относить к подвиду «казахстанский кулан *E. h. finchi*».

Для черепа кулана характерны длинные слуховые трубки, направленные косо назад и вверх, так что при взгляде на череп сверху они выступают в стороны, за контуры височных гребней. Глоточные бугорки на основной затылочной кости не заходят вперед дальше уровня большого разорванного отверстия. Межчелюстные кости в месте своего соединения, впереди от носового отверстия, имеют парный бугорок (Сосолов, 1959; Соколов, Орлов, 1980).

Основная длина черепа изученных нами куланов колебалась от 402 до 481 мм (табл. 79), хотя известны (по литературным данным) и более крупные особи. Верхние коренные зубы отличались малой складчатостью эмали и относительно длинным протоконом (рис. 52, *вклейка*). Его длина колебалась от 9 до 15 мм, что составляло 30–50% относительной длины зуба (табл. 80). Внутренняя долинка без шпоры. В 4 случаях из 27 отмечено наличие *P*1/, что составляло 15% встречаемости. Наличие клыка отмечено как у самцов, так и у большинства самок, что является архаическим признаком, и в таком количестве отмечено впервые. У самок клыки развиты значительно слабее, чем у самцов.

Длина нижнего ряда коренных составляла 149–176 мм, что на 5–20 мм короче аналогичного ряда зубов лошади Пржевальского. Обращает на себя внимание относительная крупность нижних коренных зубов кулана. Их размеры представлены в табл. 81. Двойная петля

Размеры черепа и нижней челюсти кулана *Equus hemionus*

Промеры, мм	*n*	lim	*M* ± *m*
Основная длина	27	402.0–481.0	446.1±4.09
Длина твердого нёба	28	209.0–252.0	231.1±2.43
Длина верхнего зубного ряда	20	257.0–292.0	279.0±2.13
Длина ряда коренных	28	151.0–175.0	163.2±1.21
Длина диастемы	19	69.0–102.0	82.2±1.82
Длина хоан	26	45.0–67.0	55.2±1.13
Ширина хоан	28	42.5–52.0	46.4±0.53
Ширина в резцах	28	58.0–76.0	64.6±0.75
Межглазничная ширина	20	115.0–150.0	134.9±2.30
Заглазничное сужение	20	73.0–88.0	81.2±1.00
Ширина в глазницах	27	190.0–218.0	202.9±1.35
Горизонтальный диаметр глазницы	19	57.0–65.0	61.8±0.47
Вертикальный диаметр глазницы	27	53.0–62.0	57.5±0.50
Ширина мозговой коробки	17	89.1–107.3	98.1±1.04
Ширина в сочленовных мыщелках	28	173.0–201.0	184.1±1.47
Ширина в слуховых трубках	25	103.0–126.0	114.3±0.91
Высота в носовых костях	18	90.0–116.0	103.9±1.47
Высота за последним коренным	28	110.0–142.0	123.9±1.72
Высота в основной кости	28	87.0–104.0	94.9±0.70
Длина нижней челюсти	27	347.0–430.0	397.0±4.67
Длина зубного ряда с резцами	20	245.0–280.0	266.0±2.23
Длина ряда коренных	27	149.0–176.0	163.5±1.55
Длина диастемы	20	66.5–95.0	78.5±1.60
Длина симфиза	20	65.0–85.5	72.5±1.25
Ширина в резцах	20	52.6–65.0	58.0±0.76
Высота перед P_2	20	47.0–59.0	52.6±0.76
Высота челюсти между P_4 и M_1	27	69.5–84.0	76.5±0.77
Высота за M_3	20	86.0–118.5	101.5±1.66
Толщина ветви между P_4 и M_1	20	22.6–27.8	24.7±0.31

состоит из округлого метаконида и треугольного метастилида, как у настоящих лошадей, но, в отличие от них, метаконид имеет короткую и широкую «ножку», и складка эмали между метаконидом и метастилидом *v*-образной формы, как у древних аллогиппусных лошадей. Нижний край задней долинки складчатый, особенно у кианго в, однако при содержании в неволе складчатость может исчезнуть, по крайней мере, за 4 поколения. Наружная долинка глубоко заходит в шейку двойной петли только на нижних коренных зубах, на предкоренных она только приближается к шейке. Нижние предкоренные зубы крупные, коренные заметно мельче. Нижний край челюсти волнистый, что было отмечено Громовой (1959).

Имеющийся в нашем распоряжении небольшой материал позволил выявить некоторые достоверные отличия в размерах черепа у самок и самцов (табл. 82). Самцы имели большую основную длину черепа (t = 2.69 при P< 0.02) и длину твердого неба (t = 1.64 при

Таблица 80

Размеры постоянных зубов верхней челюсти кулана *Equus hemionus*

Промеры, мм	P^2			P^3			P^4		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Длина	27	32.0–39.0	35.4±0.40	27	24.0–32.0	27.8±0.36	27	22.8–29.6	26.5±0.50
Ширина	27	19.0–26.2	23.9±0.27	27	24.6–27.6	26.1±0.14	26	25.0–29.0	27.0±0.19
Длина протокона	25	6.2–10.0	8.4±0.18	27	8.8–11.8	11.4±0.28	26	9.5–15.0	12.5±0.26
Относит. длина протокона, %	25	18.8–29.2	23.8±0.50	27	30.5–50.7	41.4±0.95	26	39.2–55.6	46.6±0.80

Промеры, мм	M^1			M^2			M^3		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Длина	27	19.4–26.0	23.1±0.30	27	21.2–27.2	24.5±0.30	27	22.0–30.0	25.3±0.42
Ширина	27	21.0–27.0	25.1±0.23	27	23.0–26.4	24.8±0.17	27	18.0–25.8	22.4±0.42
Длина протокона	27	9.0–14.0	11.5±0.25	27	10.8–14.5	12.3±0.22	24	10.5–15.4	12.8±0.24
Относит. длина протокона, %	27	41.7–61.9	49.8±0.05	27	40.4–58.0	50.2±0.81	24	40.0–64.2	50.4±1.10

Таблица 81

Размеры постоянных зубов нижней челюсти кулана *Equus hemionus*

Промеры, мм	P_2			P_3			P_4		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Длина	26	25.5–33.6	30.6±0.45	26	23.0–30.0	27.0±0.32	26	23.5–29.0	25.9±0.26
Ширина	26	14.0–17.3	15.8±0.17	26	15.7–19.5	17.5±0.19	26	15.2–19.5	17.4±0.23
Длина постфлексида	18	13.0–18.6	15.8±0.32	18	12.2–15.6	14.5±0.23	18	10.8–14.6	13.1±0.19
Относит. длина постфлексида %	18	46.8–57.7	51.2±0.65	18	44.7–57.3	52.6±0.68	18	42.4–56.1	49.8±0.82

Промеры, мм	M_1			M_2			M_3		
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*
Длина	26	21.2–28.5	24.2±0.33	26	20.0–28.6	24.3±0.41	26	25.0–32.0	28.8±0.36
Ширина	26	14.8–18.5	16.1±0.20	26	13.0–18.0	15.1±0.25	26	10.0–17.0	13.1±0.33
Длина постфлексида	18	7.8–12.5	10.0±0.29	18	9.8–12.3	10.8±0.18	15	8.4–12.0	10.1±0.25
Относит. длина постфлексида %	18	32.8–45.9	41.4±0.85	18	39.8–50.6	44.0±0.75	15	30.0–42.8	35.9±0.92

Таблица 82

Отличия в размерах черепа самок и самцов кулана *Equus hemionus*

Промеры, мм	Самки			Самцы			t
	n	lim	$M \pm m$	n	lim	$M \pm m$	
Основная длина	14	402.–468.0	437.5±5.94	12	433.0–481.0	456.8±4.03	2.69
Длина твердого нёба	14	209.0–252.0	227.7±3.60	12	217.0–250.0	235.3±2.93	1.64
Длина верхнего зубного ряда	9	265.0–292.0	279.9±3.06	9	267.0–292.0	281.4±2.43	–
Длина ряда коренных	14	155.5–175.0	164.5±1.58	12	153.0–170.0	163.8±1.50	–
Длина диастемы	9	69.0–95.0	80.9±2.57	9	72.5–102.0	84.3±2.93	0.87
Длина хоан	14	46.0–67.0	54.4±1.17	11	45.0–64.0	56.5±2.00	0.85
Ширина хоан	14	42.5–50.0	45.6±0.60	12	42.5–52.0	47.7±0.88	–
Ширина в резцах	14	58.0–70.0	63.5±0.82	12	59.0–76.0	65.8±1.39	1.43
Межглазничная ширина	9	115.0–144.0	129.6±3.33	9	127.0–150.0	139.4±3.21	2.12
Заглазничное сужение	9	73.0–83.0	79.2±1.31	9	76.0–88.0	82.1±1.35	1.54
Ширина в глазницах	14	190.0–212.0	198.8±1.68	12	196.0–218.0	206.2±2.02	2.43
Горизонтальный диаметр глазниц	9	57.0–65.0	62.2±0.79	9	57.8–64.0	61.5±0.68	0.67
Вертикальный диаметр глазницы	14	53.0–61.5	57.2±0.66	12	53.3–62.0	57.8±0.85	–
Ширина мозговой коробки	9	89.1–105.1	96.5±1.53	8	95.8–107.3	99.6±1.28	1.56
Ширина в сочленовных мыщелках	14	173.0–190.0	180.9±1.38	12	175.0–201.0	186.8±2.44	2.11
Ширина в слуховых трубках	12	107.0–118.5	114.3±0.97	11	109.0–126.0	114.0±1.79	–
Высота в носовых костях	8	90.0–106.0	100.8±1.85	9	96.8–116.0	107.1±2.12	2.24
Высота за M^3	14	110.0–140.0	122.5±2.25	12	113.0–142.0	127.5±2.49	1.49
Высота в основной кости	14	87.0–99.5	94.5±0.86	12	89.0–104.0	95.7±1.18	–

$P < 0.1$). У них были более широкий лоб (межглазничная ширина, заглазничное сужение, ширина в глазницах, t = от 2.12. от 2.43 при $P < 0.02$) и ширина в сочленовных мыщелках ($t = 2.11$ при $P < 0.05$). У них был более высокий череп, особенно в носовых костях ($t = 2.24$ при $P < 0.02$). Таким образом, черепа самок оказались несколько короче, уже и ниже.

Возрастная и географическая изменчивость черепа кулана подробно изучена Орловым (1961, 1968, с. 41). Им установлено, что туркменские куланы совпадают по размерам с индийскими и, несомненно, мельче кианго (различия средних достоверны), а монгольские куланы промежуточны или близки к кианго.

В нашу задачу входило уточнить по возможности различия в строении черепа некоторых подвидов кулана для определения палеонтологических образцов. Следует отметить, что не все из выбранных промеров черепа отразили зависимость, установленную В. Н. Орловым. В табл. 83 приведены размеры черепа кулана для трех изученных подвидов.

При сравнении размеров черепов туркменского и монгольского куланов достоверные отличия средних обнаружены при измерении основной длины черепа, длины твердого неба, длины ряда коренных, высоты черепа за последним коренным и в основной затылочной кости, когда коэффициент достоверности различий t изменялся от 3.19 до 6.03 при $P < 0.001$. Для длины верхнего зубного ряда, межглазничной ширины и высоты черепа в носовых костях достоверность различий была несколько меньше ($t = 2.25$–2.93 при $P < 0.02$).

Достоверные отличия в размерах черепа кианга и онагра установлены в основной длине черепа, длине твердого неба, длине верхнего зубного ряда, ширине в резцах, высоте черепа в носовых костях и, в особенности, за последним коренным (t изменялся от 3.27 до 5.57 при $P < 0.001$). В остальных промерах уровень достоверности различий ниже.

В величине черепа монгольского кулана и северо-восточного кианга было больше сходства, а различия заключались только в большей ширине в глазницах и в сочленовных мыщелках у кианга (t составлял 2.78 и 2.46 соответственно при $P < 0.02$).

Замечательную находку представляет позднеплейстоценовая нижняя челюсть кулана с о. Бегичева, расположенного к востоку от Таймыра, в море Лаптевых. Она имеет характерный волнистый край челюстной ветви и зубы со складчатым нижним краем задней долинки. Размеры ее следующие: длина нижней челюсти — 400 мм, длина зубного ряда с резцами — 273 мм, длина ряда коренных — 175 мм, длина диастемы — 77 мм, длина симфиза — 79 мм, ширина в резцах — 70 мм, высота перед $P/2$ — 49 мм, высота между $P/4$ и $M/1$ — 95 мм, толщина челюстной ветви в том же месте — 25 мм. Все это позволяет достаточно уверенно относить эту кость к северо-восточному кианго.

Таблица 83

Изменения размеров черепа у различных подвидов кулана *Equus hemionus*

Промеры, мм	Монгольский кулан *E. h. hemionus*			t_{1-2}	Иранский (туркменский кулан *E. h. onager*		t_{2-3}	Северо-восточный кианг *E. h. holdereri*			t_{1-3}
	n	lim	*M* ± *m*		*n*	lim			*n*	lim	*M* ± *m*	
1. Основная длина черепа	6	450.0–466.0	460.4±3.50	4.63	14	402.0–470.0		431.8±5.09	4.88	7	448.0–481.0	463±4.07	0.60
2. Длина твердого нёба	6	230.0–252.0	239.8±3.54	4.00	14	209.0–241.0		221.9±2.74	4.72	7	230.0–250.0.	239.9±2.65	–
3. Длина верхнего зубного ряда	6	276.0–290.5	283.1±2.23	2.93	6	257.0–286.0		269.8±3.95	3.27	7	280.0–292.0	284.6±2.21	–
4. Длина ряда коренных	6	163.0–175.0	168.7±2.04	3.19	14	151.0–170.0		160.7±1.46	2.15	7	158.0–171.0	165.4±1.64	–
5. Длина диастемы	6	69.0–95.0	80.8±3.54	–	6	72.0–87.8		78.3±2.55	2.19	7	78.0–102.0	86.9±2.98	1.32
6. Длина хоан	6	45.0–67.0	54.2±4.12	–	14	46.0–64.0		55.3±1 32	–	7	48.2–64.0	55.9±2.19	–
7. Ширина хоан	6	42.5–52.0	46 1±1.34	–	14	42.5–51.5		46.8±0.75	–	7	43.0–51.5	46.0±1.08	–
8. Ширина в резцах	6	61 0–70.0	64.8±1 22	–	14	58.0–65.0		62.4±0.80	3.70	7	64.3–76.0	68.4±1.41	1.93
9. Мезглазничная ширина	6	128.0–144.0	135.8±2.35	2.25	6	115.0–136.0		125.8±3 78	2.86	7	127.0–157.0	141.1±3.78	1.19
10. Заглазиичное сужение	6	75.0–83.0	80.1±1.17	–	6	75.0–83.0		80.2±1.49	–	7	73.0–88.0	81.7±2.05	–
11. Ширина в глазницах	6	194.0–207.0	199.0±1.90	–	14	190.0–212.0		201.7±1.74	2.03	7	200.0–218.0	208.5±2.85	2.78
12. Горизонтальный диаметр глазниц	6	61.5–64.5	62.9±0.44	–	6	57.0–65.0		61.0±1.15	–	7	57.8–64.0	61.5±0.74	1.63
13 Вертикальный диаметр глазиицы	6	55.0–62.0	58.8±1.09	–	14	53.0–59.0		56.1±0.45	2.34	7	53.3–62.0	59.0±1.14	–
14. Ширина в сочленовных мыщелках	6	177.0–185.0	178.0±1.36	–	14	173.0–196.0		182.7±1.75	–	7	175.0–201.0	188.6±3.35	2.46
15. Ширина в слуховых трубках	6	103.0–118.5	111.8±2.52	–	14	107.0–118.5		114.3±0.90	–	5	109.0–126.0	116.1±2.82	1.14
16. Высота в носовых костях	6	100.5–114.0	105.3±1.93	2.66	6	90.0–104.5		98.0±1.95	3.56	6	102.0–116.0	108.3±2.14	1.04
17. Высота за последним коренным	6	126.0–140.0	131.7±1.98	6.03	14	110.0–127.0		117.4±1.31	5.57	7	124.5–142.0	132.0±2.27	–
18. Высота в основной затылочной кости	6	95.0–99.5	96.9±0.63	3.67	14	87.0–98.0		92.9±0.89	2.31	7	93.0–104.0	96.9±1.49	–

Размеры костей передней и задней конечностей ныне живущих куланов указаны в табл. 84–85. Поскольку рецентный материал чаще всего был этикетирован, появилась возможность указать размеры костей конечностей отдельно для самок и самцов (табл. 86–94). Вычисление коэффициента достоверности различий позволило выбрать для построения графиков наиболее выигрышные парамеры. Рис. 53–58 наглядно демонстрируют правильность предложенной нами методики дифференциации пола по размерам различных костей конечностей даже в случае, когда по внешнему виду животного половые отличия в размерах не выявляются.

Измерение костей 24 скелетов современных куланов и статистическая обработка этих данных позволили очень хорошо представить величину всех элементов скелета кулана. Это облегчило определение ископаемых и полуископаемых остатков и дало возможность установить, что в позднем плейстоцене ареал кулана был значительно шире известного ранее. Так, при изучении палеонтологических коллекций Института геологии ЯФ СО РАН в г. Якутске (с любезного разрешения П. А. Лазарева) мне удалось установить, что часть образцов, от

Таблица 84

Размеры костей передней конечности кулана *Equus hemionus*

Кость	Промеры, мм	*n*	lim	*M* ±*m*
Лопатка Scapuls	Длина через лопаточную ось	23	255.0–299.0	278.5±2.72
	Ширина через лопаточный бугор	23	71.0–83.0	76.1±0.65
	Длина суставной поверхности	23	44.5–52.5	48.2±0.42
	Поперечник суставной поверхности	24	34.0–49.0	41.4±0.57
Плечевая Humerus	Длина от головки	23	219.0–256.0	230.3±1.70
	Ширина нижнего эпифиза	23	62.0–70.0	65.3±0.46
	Поперечник нижнего эпифиза	23	66.0–78.0	71.5±0.64
Локтевая Ulna	Длина локтевого отростка	22	65.0–75.0	70.0±0.66
	Ширина локтевого отростка	22	38.0–46.0	41.8±0.49
Лучевая Radius	Макс. длина	23	286.0–327.0	298.5±2.27
	Ширина верхнего эпифиза	23	67.0–75.0	70.5±0.51
	Поперечник верхнего эпифиза	21	36.0–43.0	38.4±0.42
	Ширина диафиза	23	31.0–36.0	33.5±0.30
	Ширина нижнего эпифиза	26	59.0–70.0	64.3±0.52
	Поперечник нижнего эпифиза	24	33.0–44.0	39.0±0.56
Пястная Metacarpale	Максимальная длина	24	208.0–241.0	221.6±1.75
	Ширина верхнего эпифиза	24	41.5–48.0	45.0±0.34
	Поперечник верхнего эпифиза	23	26.0–35.0	31.3±0.38
	Ширина диафиза	24	24.0–29.0	26.7±0.29
	Ширина нижнего эпифиза	56	36.0–43.0	39.1±0.30

Продолжение табл. 84

Кость	Промеры, мм	n	lim	M ±m
	Поперечник нижнего эпифиза	49	29.0–34.0	30.8±0.24
Фаланга I	Длина по переднему краю	58	68.0–85.5	73.7±0.49
Phalanx I	Ширина верхнего эпифиза	48	39.0–46.0	42.4±0.29
	Ширина диафиза	58	23.0–31.0	27.3±0.25
	Ширина нижнего эпифиза	57	33.5–40.0	36.4±0.23
Фаланга II	Длина по переднему краю	47	27.0–37.0	31.1±0.34
Phalanx II	Ширина верхнего эпифиза	46	37.5–45.0	41.3±0.33
	Ширина диафиза	47	32.0–41.0	36.8±0.31
	Ширина нижнего эпифиза	47	35.0–43.0	38.9±0.30
Фаланга III	Длина по переднему краю	24	36.0–50.0	43.1±0.73
Phalanx III	Длина суставной поверхности	33	35.0–42.0	38.3±0.32
	Ширина суставной поверхности	33	19.5–26.0	22.3±0.25
	Макс. ширина	25	52.0–63.0	58.1±0.54

Таблица 85

Размеры костей задней конечности кулана *Equus hemionus*

Кость	Промеры, мм	n	lim	M ±m
Бедренная	Длина от головки	23	294.0–326.0	309.4±1.87
Femur	Ширина нижнего эпифиза	23	73.0–86.0	79.0±0.79
	Поперечник нижнего эпифиза	21	92.0–107.0	101.4±0.92
	Ширина диафиза	21	29.0–35.0	32.0±0.38
	Поперечник диафиза	21	36.0–43.0	40.0±0.47
Большая берцовая	Максимальная длина	23	308.0–340.0	321.6±2.00
Tibia	Ширина верхнего эпифиза	23	78.0–89.0	82.9±0.69
	Поперечник верхнего эпифиза	21	69.0–82.0	75.0±0.80
	Ширина диафиза	21	32.0–38.0	35.0±0.43
	Поперечник диафиза	21	27.0–34.0	30.4±0.37
	Ширина нижнего эпифиза	29	57.0–69.0	62.0±0.57
	Поперечник нижнего эпифиза	29	38.0–47.0	41.8±0.53
Плюсневая	Максимальная длина	24	242.0–281.0	258.9±1.98
Metatarsale	Ширина верхнего эпифиза	24	38.0–45.0	41.3±0.38
	Поперечник верхнего эпифиза	22	35.0–45.0	37.9±0.45
	Ширина диафиза	24	23.0–28.0	25.5±0.31
	Поперечник диафиза	22	25.0–28.0	26.2±0.16
	Ширина нижнего эпифиза	24	35.0–41.5	37.8±0.38
	Поперечник нижнего эпифиза	22	30.0–33.5	31.1±0.23
Пяточная	Максимальная длина	28	95.0–106.0	97.3±0.91
Calcaneus	Ширина суставной части	28	40.0–51.0	43.4±0.63
Таранная	Длина кости	65	46.5–58.0	52.8±0.30
Astragalus	Ширина нижнего конца	59	41.5–50.0	46.1±0.29
Фаланга I	Длина по переднему краю	46	61.0–77.0	69.5±0.49
Phalanx I	Ширина верхнего эпифиза	41	36.5–46.5	41.4±0.41
	Ширина диафиза	46	22.0–27.8	25.4±0.25
	Ширина нижнего эпифиза	43	30.0–39.0	33.9±0.30
Фаланга II	Длина по переднему краю	40	27.5–36.5	31.0±0.31
Phalanx II	Ширина верхнего эпифиза	41	35.0–43.0	38.7±0.33
	Ширина диафиза	41	29.0–36.5	33.8±0.28
	Ширина нижнего эпифиза	39	31.5–40.0	35.4±0.31
Фаланга III	Длина по переднему краю	20	38.5–50.0	44.4±0.58
Phalanx III	Длина суставной поверхности	20	31.0–38.0	35.0±0.43
	Ширина суставной поверхности	20	21.0–25.0	22.9±0.24
	Макс. ширина	20	49.0–59.0	54.1±0.61

Таблица 86

Размеры лопаточной кости кулана *Equus hemionus*

Промеры, мм	Самки			Самцы			t
	n	lim	M ± m	n	lim	M ± m	
Длина через лопаточную ось	11	255.0–287.0	270.2±3.58	12	272.0–299.0	286.1±2.58	3.60
Ширина через лопаточный бугор	11	71.0–80.0	74.4±0.77	12	74.0–83.0	77.6±0.83	2.83
Длина суставной поверхности	10	44.5–49.0	47.4±0.49	12	45.0–52.5	48.7±0.64	1.60
Ширина суставной поверхности	11	34.0–41.0	39.8±0.68	11	40.0–47.0	42.2±0.56	2.73

Таблица 87

Размеры плечевой кости кулана *Equus hemionus*

Промеры, мм	Самки			Самцы			t
	n	lim	M ± m	n	lim	M ± m	
Длина от головки	10	219.0–232.0	224.6±1.32	13	222.0–256.0	234.7±2.18	3.96
Ширина нижнего эпифиза	10	62.0–67.0	64.4±0.52	13	62.0–70.0	66.1±0.66	2.02
Поперечник нижнего эпифиза	10	66.0–73.0	69.0±0.54	13	70.0–78.0	73.5±0.66	5.29

Таблица 88

Размеры лучевой кости кулана *Equus hemionus*

Промеры, мм	Самки			Самцы			t
	n	lim	M ± m	n	lim	M ± m	
Максимальная длина	10	286.0–292.0	289.2±0.68	13	289.0–327.0	305.6±2.59	6.12
Ширина верхнего эпифиза	10	67.0–72.0	69.5±0.54	13	67.0–75.0	71.3±0.75	1.96
Поперечник верхнего эпифиза	9	36.0–40.0	37.3±0.47	12	36.5–43.0	39.1±0.56	2.47
Ширина диафиза	10	31.0–36.0	33.1±0.52	13	32.0–36.0	33.8±0.34	–
Ширина нижнего эпифиза	10	59.0–67.0	62.7±0.78	13	62.5–70.0	65.1±0.69	2.31
Поперечник нижнего эпифиза	9	37.0–41.5	39.2±0.68	12	37.0–44.0	40.1±0.67	0.95

Таблица 89

Размеры пястной кости кулана *Equus hemionus*

Промеры, мм	Самки			Самцы			*t*
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	
Максимальная длина	11	208.0–223.0	216.2±1.39	13	210.5–241.0	226.3±2.38	3.67
Ширина верхнего эпифиза	11	41.5–48.0	44.4±0.55	13	43.5–48.0	45.5±0.47	–
Поперечник верхнего эпифиза	10	29.5–32.0	30.8±0.26	13	26.0–34.0	31.6±0.63	–
Ширина диафиза	11	24.0–28.0	25.9±0.41	13	25.5–29.0	27.3±0.31	2.69
Поперечник диафиза	10	21.0–23.0	22.2±0.21	12	21.5–24.0	22.9±0.29	–
Ширина нижнего эпифиза	11	37.0–42.0	38.5±0.45	13	37.0–43.0	39.7±0.56	1.69
Поперечник нижнего эпифиза	10	29.5–32.0	30.6±0.23	12	29.0–34.0	30.9±0.38	–

Таблица 90

Размеры бедренной кости кулана *Equus hemionus*

Промеры, мм	Самки			Самцы			*t*
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	
Длина от головки	10	294.0–312.0	303.0±1.70	13	302.5–325.0	314.3±2.27	3.99
Ширина нижнего эпифиза	10	73.0–80.0	77.2±0.71	13	74.0–86.0	80.4±1.16	2.35

Таблица 91

Размеры большой берцовой кости кулана *Equus hemionus*

Промеры, мм	Самки			Самцы			*t*
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	
Максимальная длина	10	308.0–322.0	315.0±1.58	12	310.0–339.0	327.0±2.74	4.00
Ширина верхнего эпифиза	10	77.0–85.0	80.8±0.72	12	80.0–88.0	84.3±0.94	2.97
Поперечник верхнего эпифиза	9	70.0–76.0	73.5±0.68	11	69.0–82.0	75.9±1.29	1.64
Ширина диафиза	9	32.0–35.0	33.4±0.44	11	33.0–38.0	36.0±0.47	4.06
Поперечник диафиза	9	29.0–33.0	30.8±0.46	11	27.0–34.0	30.3±0.57	–
Ширина нижнего эпифиза	11	57.0–62.5	60.0±0.43	12	57.0–69.0	62.2±0.91	2.18
Поперечник нижнего эпифиза	11	38.0–44.0	40.4±0.53	12	38.0–45.0	42.3±0.84	1.92

Таблица 92

Размеры таранной кости кулана *Equus hemionus*

Промеры, мм	Самки			Самцы			*t*
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	
Длина кости	11	46.5–52.0	50.0±0.48	13	50.0–58.0	52.7±0.67	3.29
Ширина нижнего конца	11	42.0–47.0	44.3±0.43	13	42.0–49.0	45.8±0.63	1.97

Таблица 93

Размеры пяточной кости кулана *Equus hemionus*

Промеры, мм	Самки			Самцы			*t*
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	
Максимальная длина	10	90.5–96.0	93.3±0.60	13	91.0–106.0	98.8±1.39	3.64
Ширина суставной части	10	40.0–50.0	43.4±1.18	13	40.0–51.0	44.0±0.87	0.41

Таблица 94

Размеры плюсневой костн кулана *Equus hemionus*

Промеры, мм	Самки			Самцы			*t*
	n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	
Максимальная длина	11	242.0–265.0	253.2±2.04	13	252.0–281.0	263.6±2.57	3.17
Ширина верхнего эпифиза	11	38.0–43.0	40.6±0.43	13	38.2–45.0	41.9±0.57	1.83
Поперечник верхнего эпифиза	10	35.0–41.0	37.6±0.50	12	35.0–45.0	38.2±0.73	–
Ширина диафиза	11	23.0–26.0	24.4±0.39	13	24.0–28.0	26.3±0.31	3.80
Поперечник диафиза	10	25.0–27.0	26.1±0.19	12	25.0–28.0	26.2±0.26	–
Ширина нижнего эпифиза	11	35.0–38.5	36.7±0.32	13	36.0–41.5	38.6±0.54	3.06
Поперечник нижнего эпифза	10	30.0–32.0	30.7±0.26	12	30.0–33.5	31.4±0.35	1.59

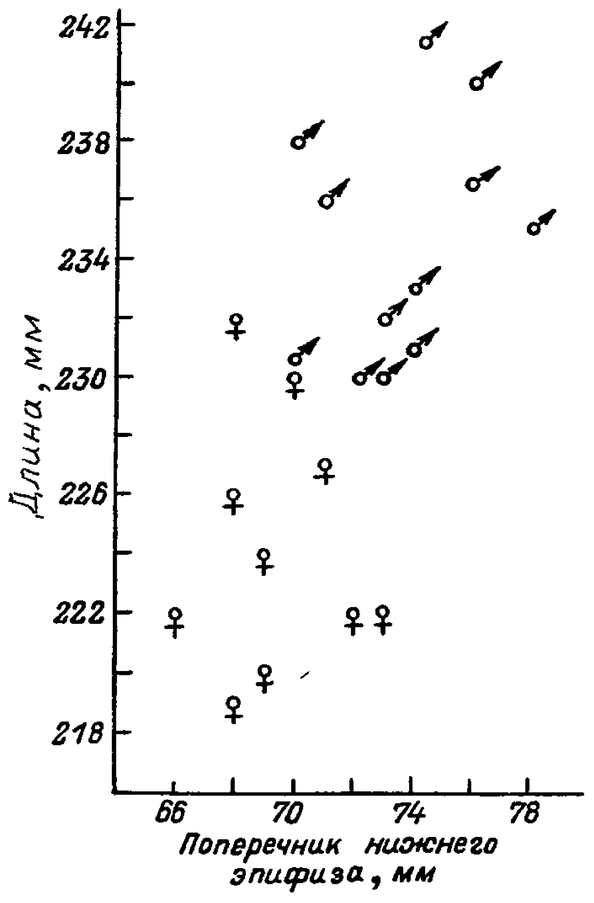


Рис. 53. Размеры плечевой кости кулана.

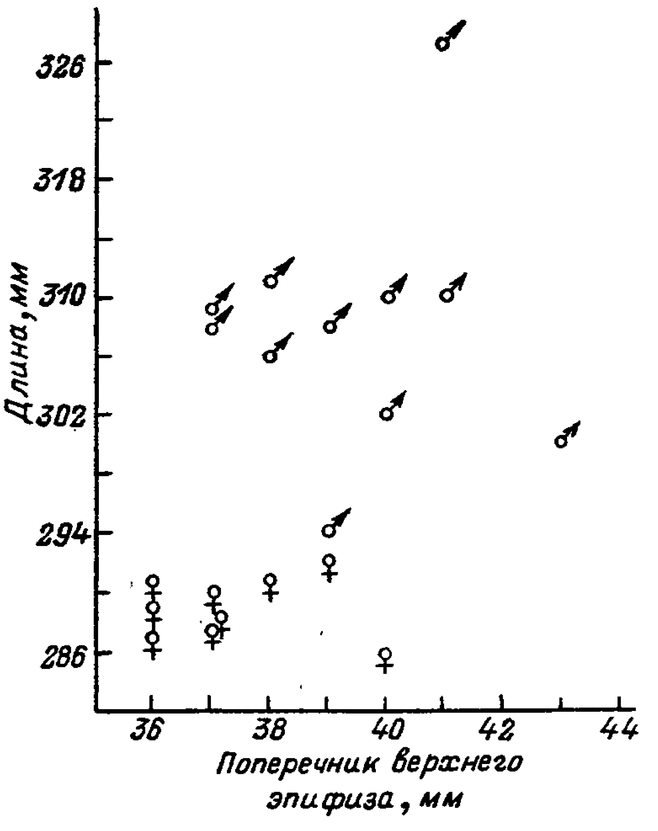


Рис. 54. Размеры лучевой кости кулана.

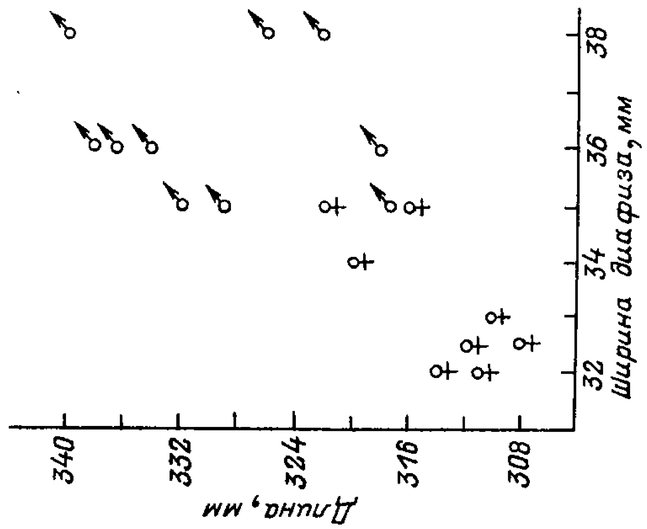


Рис. 56. Размеры большой берцовой кости кулана.

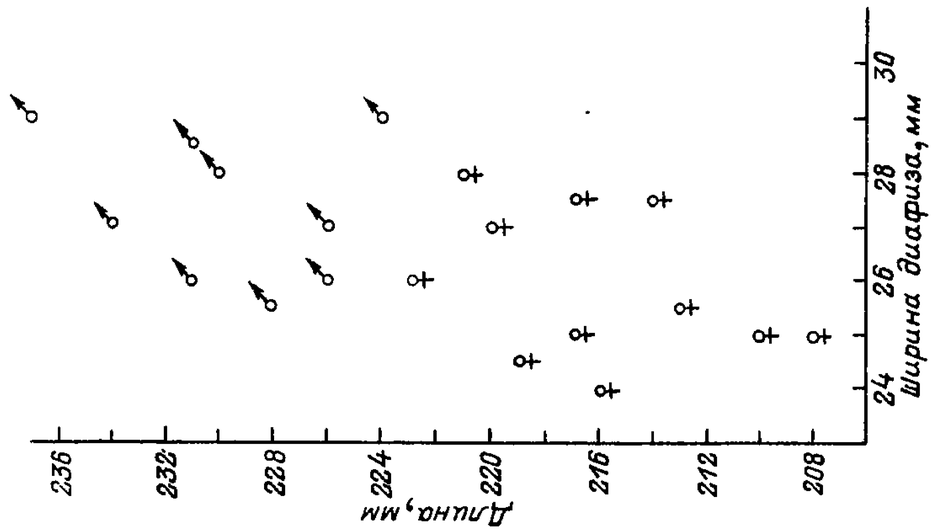


Рис. 55. Размеры пястной кости кулана.

посимых ранее к ленской лошади, вероятнее всего, следует относить к кулану. Размеры этих объектов представлены в табл. 95.

Еще Вангенгейм (1961), изучая палеонтологические остатки антропогенных отложений северо-восточной Сибири, обратила внимание на самые мелкие кости каких-то лошадей, обитавших там в самом конце позднего плейстоцена и, возможно, начале голоцена. Кроме того, по сведениям А. А. Бунге, в 60 верстах выше села Казачьего на р. Яне около Дырынг-Аюн приблизительно «...около 1878 г. открыт был хорошо сохранившийся труп белой лошади в условиях, тождественных с таковыми находками трупов мамонтов и носорога» (Черский, 1891, с. 363). Не исключено, что это были остатки куланов, которые на зиму обрастают длинной, почти белой шерстью.

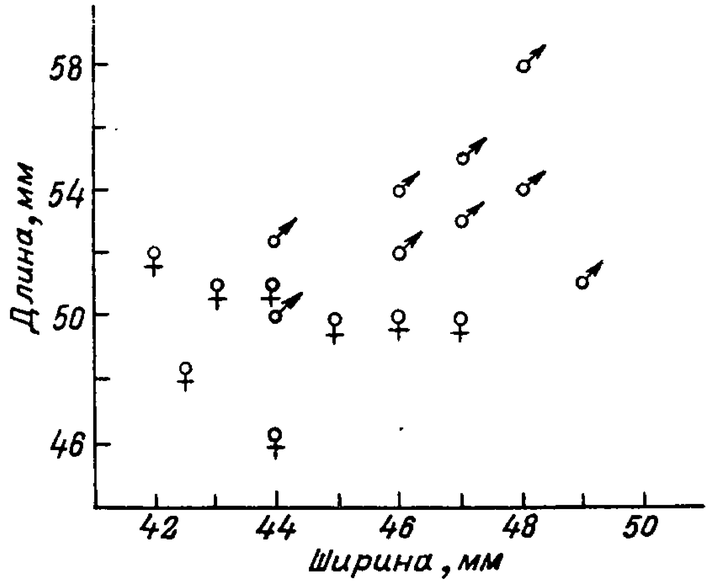


Рис. 57. Размеры таранной кости кулана.

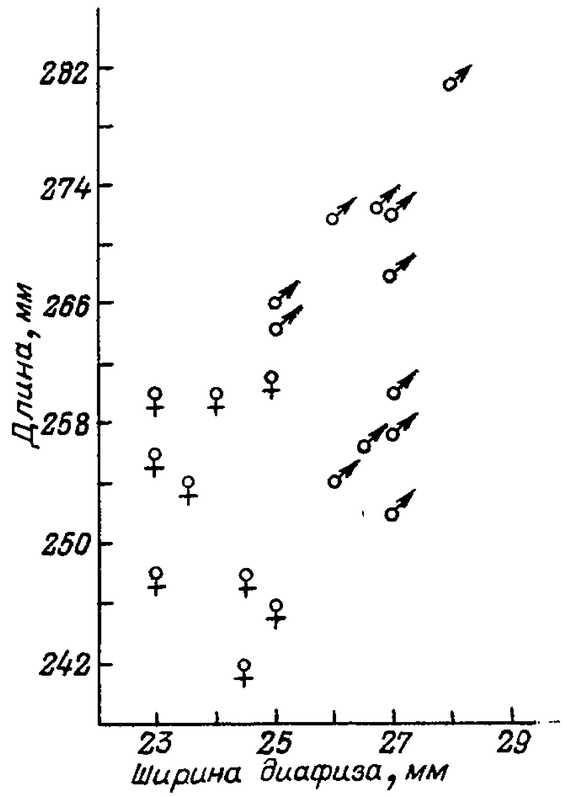


Рис. 58. Размеры плюсневой кости кулана.

Таким образом, палеонтологические данные свидетельствуют о том, что в конце позднего плейстоцена куланы распространились далеко к северу, вышли к побережью Северного Ледовитого океана и были распространены на о. Бегичева и в Якутии (рис. 59).

Таблица 95

Размеры нижней челюсти с зубами конечностей кулана *Equus hemionus* из позднеплейстоценовых отложений Якутии

Кость	Промеры, мм			Местонахождение, № колл. ЯФ СО РАН
Нижняя челюсть	Длина ряда коренных		153.0	Р. Чукочья, обн. 30, № 3371
Mahdibula	Высота перед P_2		58.0	–"–
	Высота между P_4 и M_1		72.0	–"–
	Высота за M_3		93.0	–"–
		Длина	Ширина	
P_2	–	27.0	16.5	–"–
P_3	–	25.5	18.5	–"–
P_4	–	24.5	18.0	–"–
M_1	–	21.5	17.5	–"–
M_2	–	22.5	15.0	–"–
M_3	–	29.8	13.2	–"–
Плечевая	Ширина нижнего эпифиза		67.0	Оз. Тастах, № 1035
Humerus	Поперечник нижнего эпифиза		78.0	–"–
Лучевая	Ширина диафиза		34.0	Без местонахождения, № 5735
Radius	Ширина нижнего эпифиза		68.5	–"–
Фаланга III, передняя	Длина по переднему краю		40.0	Ручей Харугуу, 18 км выше пос. Юнкер № 1913
Phalanx III, ant.	Длина суставной поверхности		43.0	–"–
	Ширина суставной поверхности		23.0	–"–
	Максимальная ширина		61.0	–"–
Бедренная	Длина от головки		322.0	Р. Милькера, № 4553
Femur	Ширина нижнего эпифиза		80.0	–"–
	Поперечник нижнего эпифиза		94.0	–"–
Большая берцовая	Максимальная длина		306.0	Р. Кучугуй, № 26 (1)
Tibia	Ширина верхнего эпифиза		85.0	Р. Балхан, близ Индигирки, № 1683 (2)
	Поперечник верхнего эпифиза		73.0	–"–
	Ширина диафиза		37.0; 37.0	–"–
	Поперечник диафиза		31.0; 33.0	–"–
	Ширина нижнего эпифиза		62.0; 61.0	–"–
	Поперечник нижнего эпифиза		39.0; 38.0	–"–

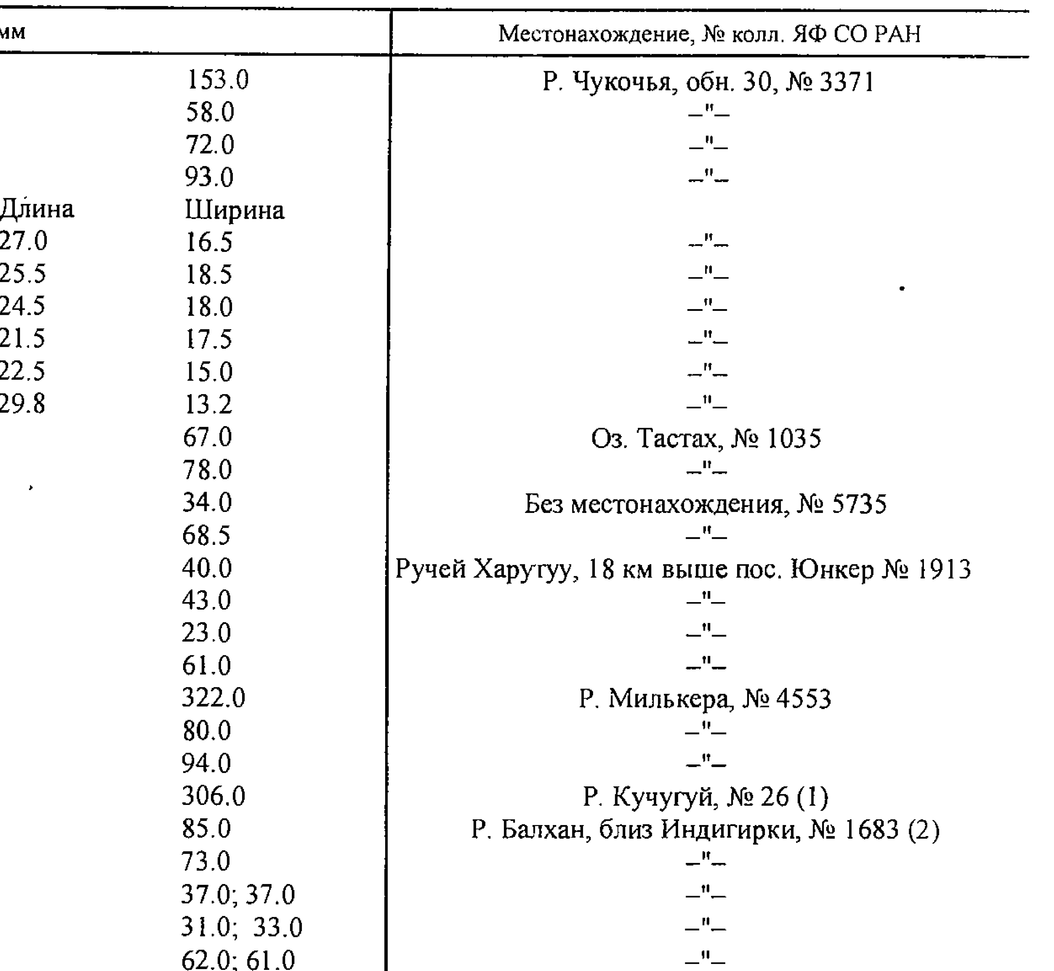


Рис. 59. Распространение куланов *Equus hemionus* (по данным автора и А. Г. Банникова, 1981):

1 — места плейстоценовых находок; *2* — ареал в голоцене; *3* — ареал в 50–70 годы XX века. Места описания подвидов: *а* — *E. h. hemionus*; *б* — *E. h. finschi*; *в* - *E. h. onager*, *г* — *E. h. khur*; *д* — *E. h. hemippus*; *е* — *E. h. kiang*, *ж* — *E. h. holdereri*; *з* — *E. h. polydon*.

Были распространены куланы и в Японии, в северной части о. Хонсю. Вероятно, во время понижения уровня мирового океана в конце позднего плейстоцена, во время существования Берингийской суши, Японские острова тоже соединялись с азиатским материком. Японские ученые Шикама и Онуки (Shikama, Onuki, 1962) описали его в качестве самостоятельного вида — *Equus nipponicus*.

Для морфологической характеристики голоценовых куланов могут быть использованы материалы, полученные при раскопках неолитических памятников северного Прикаспия в 1980–1984 гг. сотрудниками Куйбышевского педагогического института. Эти поселения датированы V–III тыс. до н. э. Наиболее многочисленные остатки кулана раскопаны в поселении Тентек-сор 1, относимом к V тыс. до н. э. Представлены почти все кости скелета, но наиболее многочисленными были первые и вторые фаланги передних и задних ног, дисталь-

ные концы метаподий и таранные кости (табл. 96). Для сравнения использованы 20 скелетов современных куланов *E. h. onager*, добытых преимущественно в Бадхызе. Сравнение показало, что 7 тыс. лет назад в степях Северного Прикаспия обитали крупные куланы, значительно превосходящие по размерам современных, обитающих на юге Туркмении. Различия в размерах особенно первых и вторых фаланг передних и задних конечностей, а также таранной и пяточной костей статистически достоверны (t колеблется от 3.3 до 9.7 при $P < 0.001$) и достигают по меньшей мере подвидового уровня. Трудность обособления нового подвида в данном случае заключается в том, что подвиды куланов описаны преимущественно с учетом размеров тела, черепа, расцветки шкуры и географического распространения. Неолитического кулана из Северного Прикаспия предварительно можно отнести к подвиду казахстанского кулана *E. h. finsci* Matschie, 1911, обитавшего в степях северного Казахстана, Западной Сибири, западной Джунгарии и ныне вымершего. Сравнительный скелетный материал по этому подвиду отсутствует. Дальнейшими исследованиями желательно выяснить, относить ли голоценового кулана из Прикаспия к казахстанскому подвиду или его следует выделять в новый подвид (Кузьмина, 1988).

Таким образом, формирование ареала кулана на территории Евразии происходило следующим образом. Наиболее древние палеонтологические остатки, которые могли быть отнесены к кулану, найдены в Забайкалье, в отложениях, датируемых поздним эоплейстоценом (т. е. древнее 1 млн лет), в местонахождениях Усть-Обор, Засухино, Тологой (Калмыков, 1984). Более поздние остатки куланов обнаружены в нижнеплейстоценовых отложениях левобережья Иртыша, по трассе канала Иртыш–Караганда, в Киргизии и на юге Кавказа (Верещагин, 1959; Кожамкулова, 1978; Кожамкулова, Костенко, 1984). Среднеплейстоценовые остатки кулана известны из окрестностей г. Аркалыка Тургайской области и близ Уфы на Южном Урале. В позднем плейстоцене куланы обитали в Передней и Средней Азии, на юге Западной Сибири, в долине Енисея, в Якутии, Китае и на о. Хонсю (см. рис. 59). На протяжении голоцена ареал кулана сокращался, хотя еще в середине голоцена он обитал в Болгарии, Румынии, Молдавии, северном Причерноморье, северном Прикаспии и в Барабинской степи, не встречаясь севернее 47° с.ш. (Бибикова, 1963). В историческое время он жил в степях Украины, Крыма, в междуречье Волги и Урала, в Закавказье, Казахстане и Забайкалье (Цалкин, 1951). В настоящее время обитает только в Бадхызском заповеднике, в Меано-Чаачинском заповеднике и в предгорьях восточного Копет-Дага. За пределами нашего государства — на Иранском нагорье, в Монголии и Тибете (Банников, 1981; Жирнов, 1982; Кузьмина, 1986, 1986а).

К настоящему времени описаны 8 подвидов кулана:

1. Монгольский кулан *E. h. hemionus* Pallas, 1775.

Обитал в Монголии, Восточном Забайкалье и Северном Китае.

2. Казахстанский кулан *E. h. finschi* Matschie, 1911.

Обитал в восточном, центральном и, возможно, западном Казахстане, западной Джунгарии и на юге Западной Сибири. Ныне вымер.

3. Иранский (туркменский) кулан *E. h. onager* Boddaert, 1785.

В прошлом населял Туркмению, Узбекистан, Восточное Закавказье, Иран (кроме крайнего юго-запада), Афганистан. В настоящее время обитает только в юго-восточной Туркмении, в Бадхызе, Иране и на севере Афганистана (единичные заходы).

4. Индийский кулан *E. h. khur* Lesson, 1827.

Населял пустыню Тар в западной Индии, западный Пакистан и юго-восточный Иран.

5. Сирийский кулан *E. h. hemippus* J. Geoffroy, 1855.

Обитал в пустынях Сирии и Ирана, ныне вымер.

6. Западный кианг *E. h. kiang* Moorcroft, 1841.

Распространен в Западном Тибете.

7. Северо-восточный кианг *E. h. holdereri* Matschie, 1911.

Встречался в Центральном и Северо-Восточном Тибете, Алтын-Таг; в районе оз. Куку-Нор, в Западном Нань-Шане.

8. Непальский кианг *E. h. polydon* Hodson, 1847.

Единственная форма, обитающая на южных склонах Гималаев.

Численность куланов на протяжении плейстоцена восстановить невозможно. В голоцене она, несомненно, была очень высокой. В XVIII — начале XIX вв. в Казахстане и Средней Азии обитали многие десятки тысяч куланов, в Забайкалье — сотни. К моменту организации Бадхызского заповедника в 1941 г. в нем насчитывалось всего 200–300 животных. К 1979–1980 гг. здесь было около 2200 особей (Жирнов, 1982). В Иране в настоящее время обитает около 1300 куланов. В Индии, в Малом Кач Ранне, в 1976 г. поголовье составило около 700 голов. В Монголии, по мнению Банникова (1981), общая численность кулана по расчетам может достигать 15 тыс. особей, однако количественный учет куланов, проведенный в 1975–1977 гг., показал, что в Монголии обитает не более 4 тысяч этих зверей. Учеты численности, проведенные в 1980–1981 гг. на территории Большого Гобийского заповедника, где держится основная часть поголовья, показали, что на площади около 50 тыс. км^2 обитает не более 2–2.5 тыс. особей (Жирнов, 1982; Соколов, 1986). В итоге по разным подсчетам население куланов в мире составляет от 7 до 22 тыс. животных (Фишер и др., 1976).

Места обитания кулана разнообразны. В юго-западных частях ареала он населял каменистые предгорья или невысокие горы с пологими склонами высотой до 2000–2500 м над ур. м. Летом Н. М. Пржевальский отмечал куланов на высоте до 5000 м. Животные предпочитают злаковые, злаково-солянковые полупустыни, участки, где пустынно-степная растительность сочетается с водоемами и укрытиями в оврагах, впадинах и лощинах (Банников, 1954; Гептнер и др., 1961). Ныне живущие куланы питаются преимущест-

Таблица 96

Размеры костей конечностей голоценового и современного куланов *Equus hemionus*

Промеры, мм		*E. h. finschi*, Северный Прикаспий, Тентек-сор I, V тыс. до н. э.			*E. h. onager*, Бадхыз, Аскания-Нова, современность			*t*
		n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	
	Передняя конечность							
Лопатка	длина суставной поверхности	1	–	50.0	18	45.0–52.0	47.8±0.87	–
Scapula	ширина суставной поверхности	1	–	43.0	19	34.0–49.0	41.1±0.64	–
Лучевая	ширина нижнего эпифиза	3	65.0–67.0	66.0	19	59.0–70.0	63.8±0.64	–
Radins	поперечник нижнего эпифиза	3	33.0–35.0	34.3	17	37.0–43.0	39.6±0.50	–
Фаланга I, передняя	длина по переднему краю	35	71.0–85.5	76.0±0.58	19	68.0–82.0	73.6±0.76	2.5
Phalanx I, ant.	ширина верхнего эпифиза	25	40.0–46.0	43.0±0.36	19	39.0–45.0	41.5±0.47	–
	ширина диафиза	35	26.0–31.0	29.2±0.25	19	23.0–27.5	25.5±0.29	9.7
	ширина нижнего эпифиза	34	34.0–40.0	36.9±0.34	19	33.5–39.0	35.8±0.33	–
Фаланга II, передняя	длина по переднему краю	23	27.0–37.0	32.0±0.53	20	28.0–32.5	29.9±0.34	3.3
Phalanx II, ant.	ширина верхнего эпифиза	22	38.0–45.0	42.0±0.48	20	37.5–44.0	40.4±0.48	–
	ширина диафиза	23	35.0–41.0	38.0±0.33	20	32.0–38.0	35.3±0.40	5.2
	Задняя конечность							
Большая берцовая	ширина нижнего эпифиза	5	63.0–68.8	65.3	20	57.0–69.0	61.2±0.62	–
Tibia	поперечник нижнего эпифиза	5	38.0–47.0	43.9	20	38.0–46.0	41.2±0.60	–
Пяточная	максимальная длина	5	100.0–104.0	101.6±0.81	20	90.5–105.0	95.7±1.01	4.6
Calcaneus	ширина суставной части	5	37.0–45.0	42.0±1.41	20	40.0–51.0	43.8±0.84	1.1
Таранная	длина кости	42	48.0–57.5	53.7±0.29	19	46.5–55.0	51.0±0.51	4.6
Astragalus	ширина нижнего конца	36	41.5–50.0	46.8±0.35	19	42.0–48.0	44.8±0.42	3.7
Метаподии	ширина нижнего эпифиза	32	36.0–45.0	41.0	40	35.0–42.5	38.3	–
Metapodia	поперечник нижнего эпифиза	27	25.5–34.0	30.6	35	29.0–34.0	30.9	–
Фаланга I, задняя	длина по переднему краю	23	66.0–77.0	71.1±0.56	19	64.0–73.0	68.0±0.59	3.8
Phalanx I, post.	ширина верхнего эпифиза	18	36.5–45.0	40.3±0.57	19	38.0–46.0	42.0±0.57	–
	ширина диафиза	23	24.0–27.8	26.0±0.24	19	22.0–27.0	24.0±0.37	4.5
	ширина нижнего эпифиза	20	32.0–37.0	33.9±0.37	19	31.0–39.0	34.2±0.49	–
Фаланга II, задняя	длина по переднему краю	17	28.5–36.5	32.0±0.47	19	27.5–33.0	30.1±0.37	3.2
Phalanx II, post.	ширина верхнего эпифиза	18	35.0–42.0	38.6±0.50	19	36.0–43.0	38.7±0.53	–
	ширина диафиза	18	32.0–36.5	34.2±0.34	19	29.0–36.0	33.2±0.46	1.8
	ширина нижнего эпифиза	16	33.0–40.0	36.3±0.52	19	31.5–37.0	34.3±0.37	–
Фаланга III	длина по переднему краю	3	45.0–49.0	47.3	33	36.0–50.0	43.2	
Phalanx III , post.	длина суставной поверхности	12	36.0–42.0	39.0	33	31.0–41.0	36.1	
	ширина суставной поверхности	12	19.5–25.0	21.8	33	20.0–25.0	22.4	
	макс. ширина кости	4	57.0–61.0	59.8	33	49.0–63.0	55.8	

венно злаками, полынями, бьюргуном, солянками, весной — эфемерами: около 110 видов растений (Соломатин, 1973; Рашек, 1977). Они предпочитают держаться на открытых участках пустынь и полупустынь с плотным грунтом, больших песчаных пространств избегают. Зимой они откочевывают в места с меньшим снеговым покровом, так как снег глубиной 10–15 см они могут разгрести ногами, а при глубине 20–25 см тебеневка затруднена, и животные быстро устают. Средняя температура января в местах обитания кулана в настоящее время –8 °С, но они могут перенести морозы до –30 °С. Максимальная температура в июле — до +50 °С. Среднегодовое количество осадков в местах обитания куланов — 100–200 мм в год.

Таким образом, новые данные о распространении кулана в позднем плейстоцене на крайнем севере Восточной Сибири не кажутся такими уж фантастическими. Видимо, в позднем плейстоцене там был резко континентальный, очень сухой климат и твердые грунты. Влажность была на 100–200 мм ниже, чем теперь (Зубаков, 1986). Кроме того, постоянный спутник кулана — сайга, требующая сходных условий обитания, была распространена в тех же районах в позднем плейстоцене. Ее остатки найдены в Восточной Сибири и на Новосибирских островах (Вангенгейм, 1963; Шер, 1971). Косвенным подтверждением возможности расселения кулана на далеком севере служат реликтовые степные комплексы северо-восточной Азии, изученные Юрцевым (1981).

ПОДРОД НАСТОЯЩИЕ ОСЛЫ — *ASINUS* FRISCH, 1775

3.10. Плейстоценовый осел — *Equus (Asinus) hydruntinus* Regalia, 1907

Голотип не выделен. Оригинальный материал из грота Кастелло, Сицилия, мустье — изолированные верхние и нижние коренные зубы и фрагменты лучевой и большой берцовой костей*.

Наиболее известны и богаты по содержанию костных остатков плейстоценового осла палеолитические стоянки Чокурча и Староселье в Крыму. Кроме того, в нашем распоряжении был остеологический материал, полученный при раскопках мустьерской стоянки Чокурча II Н. Д. Прасловым и Е. П. Близнецовым в 1977 г., а также из стоянки Бинагады в Азербайджане, Малаешты и Старые Дуруиторы в Молдавии. Таким образом, из европейской части ареала было обследовано свыше 19 тыс. костей, из которых измерено 298 коренных зубов верхней и нижней челюстей и 679 костей конечностей. В коллекциях Зоологического института РАН хранятся 32 кости из асфальтовой ловушки Бинагады, № 24403; 17360 остатков из Староселья, № 25628, 26181, 28483; 1202 кости из стоянки Чокурча II, № 31781.

Остатки плейстоценового осла из Узбекистана стали впервые известны из Самаркандской стоянки, пещеры Аман-Кутан и Пенджикентского карьера. Исследованный материал включал 2 верхних челюсти с полными рядами коренных зубов, 8 фрагментов нижних челюстей, 70 изолированных зубов и 494 кости посткраниального скелета.

* Впервые установлено (Кузьмина, 1981), что первоописание вида сделано на материале из грота Кастелло, Италия, а не из грота Романелли, как считалось ранее (Громова, 1949 и др.).

Зубы

Черепа плейстоценового осла не сохранилось. В нашем распоряжении были только полные ряды верхних коренных зубов. В одном из них присутствовал слабо развитый «волчий» зуб — *P*1/, который до сих пор не был достоверно известен у этого вида. Длина верхнего ряда коренных зубов без *P*1/ была 151 и 153 мм; эмаль зубов толстая; по степенти стертости зубов описываемый фрагмент принадлежал взрослой, но не старой особи. Мезостиль на коренных зубах узкий, не раздвоенный; эмаль зубов слабо складчатая. На передней стенке задней марки и на задней стенке передней марки складки не превышали 0–1.5. Шпора отсутствовала, за исключением чуть заметных следов ее на премолярах. Протокон короткий; индекс его длины к длине зуба не превышал 38–39% и лишь на *M*2/ был 42%. Напротив, в пещере Аман-Кутан *M*1/ и *M*3/ имели более длинный протокон, который составлял 48–52% длины зуба (Батыров, Кузьмина, 1991). Для верхних коренных зубов осла Крыма характерен больший размах колебаний относительной длины протокона — от 28 до 54.5% длины зуба, что связано, вероятно, с большей величиной выборки (рис. 60, *вклейка*; табл. 97–99).

Таблица 97

Размеры верхних зубов плейстоценового осла Крыма *Equus hydruntinus*

Зуб	Промеры, мм	*n*	lim	*M* ±*m*
P^2	Длина зуба	11	29.3–32.5	31.4±0.30
	Ширина	11	19.8–22.5	21.3±0.21
	Длина протокона	10	5.5–7.5	6.5±0.20
	Относит. длина протокона	10	18.6–24.6	20.8±0.66
P^3	Длина зуба	16	23.0–26.0	24.6±0.28
	Ширина	16	21.8–24.5	23.2±0.19
	Длина протокона	16	7.5–11.0	8.0±0.14
	Относит. длина протокона	16	27.7–35.4	32.4±0.47
P^4	Длина зуба	22	21.6–27.3	25.3±0.27
	Ширина	22	21.2–25.0	23.0±0.20
	Длина протокона	22	8.5–11.2	10.0±0.18
	Относит. длина протокона	22	35.3–46.2	39.5±0.64
M^1	Длина зуба	32	19.5–23.8	21.4±0.21
	Ширина	32	20.0–25.0	22.2±0.19

Продолжение табл. 97

Зуб	Промеры, мм	*n*	lim	*M* ±*m*
	Длина протокона	32	6.0–10.0	8.2±0.18
	Относит. длина протокона	32	29.3–45.2	38.0±0.75
M^2	Длина зуба	23	21.0–27.5	22.8±0.31
	Ширина	23	20.5–23.5	21.8±0 15
	Длина протокона	23	7.0–11.5	9.2±0.26
	Относит. длина протокона	23	28.0–50.0	40.7±1.19
M^3	Длина зуба	30	19.5–25.5	22.6±0.24
	Ширина	30	16.0–21.2	19.2±0.24
	Длина протокона	30	8.0–12.0	10.2±0.19
	Относит. длина протокона	30	35.4–54.5	45.5±0.97

Таблица 98

Размеры нижних зубов плейстоценового осла Крыма *Equus hydruntinus*

Зуб	Промеры, мм	*n*	lim	*M* ±*m*
P_2	Длина зуба	25	25.0–30.0	27.2±0.23
	Ширина	25	13.5–18.0	15.3±0.18
	Длина задней долинки	25	10.5–15.5	12.8±0.35
	Относит. длина задней долинки	25	41.4–53.7	47.6±0.59
P_3	Длина зуба	34	22.5–25.6	23.9±0.13
	Ширина	34	15.0–18.2	16.3±0.14
	Длина задней долинки	34	10.5–14.0	12.0±0.16
	Относит. длина задней долинки	34	42.4–62.2	50.1±0.66
P_4	Длина зуба	21	21.6–24.5	23.4±0.17
	Ширина	21	14.2–18.0	16.7±0.18
	Длина задней долинки	21	8.2–12.6	11.0±0.25
	Относит. длина задней долинки	21	38.0–54.5	47.2±1.01
M_1	Длина зуба	41	18.6–22.8	21.3±0.12
	Ширина	41	13.6–16.8	15.1±0.12
	Длина задней долинки	41	5.0–9.0	7.1±0.11
	Относит. длина задней долинки	41	26.9–42.9	33.3±0.50
M_2	Длина зуба	23	20.0–29.5	23.8±0.55
	Ширина	23	12.5–16.0	14.0±0.21
	Длина задней долинки	23	6.4–11.0	8.4±0.22
	Относит. длина задней долинки	23	29.4–48.7	35.3±0.80
M_3	Длина зуба	20	22.0–27.5	25.4±0.34
	Ширина	20	12.0–14.0	11.6±0.19
	Длина талонида	20	3.2–8.5	6.3±0.30
	Длина задней долинки	20	5.3–8.0	6.8±0.17
	Относит. длина задней долинки	20	22.2–31.2	26.8±0.63

Сравнение размеров и пропорций нижних коренных зубов показало большое их сходство как из крымских, так и узбекских стоянок (см. табл. 98, 99). Аналогичны они у западноевропейских плейстоценовых ослов и ослов из Бинагадов (Stehlin, Graziosi, 1935; Громова, 1949; Гаджиев, 1953). На нижних коренных зубах метаконид в большинстве случаев имел овальную форму, а метастилид у вершины ста-

Таблица 99

Сравнительные промеры коренных зубов плейстоценового осла *Equus hydruntinus*

Промеры, мм		Пещера Аман-Кутан II			Пенджикентский карьер			Бинагады (по Гаджиеву, 1953)	Западная Европа (по Громовой, 1949)	
		n	lim	*M*	*n*	lim	*M*	lim	lim	*M*
Длина верхнего ряда зубов у коронки		–	–	–	2	151.0; 153.0	–	140.0; 123.0	–	–
Длина предкоренных		–	–	–	2	84.0; 85.0	–	–	–	–
Длина коренных		–	–	–	2	68.0; 69.0	–	–	–	–
P^2	длина	1	31.5	–	2	32.0; 33.0	–	–	34.0; 30.5	–
	ширина	1	22.0	–	2	24.0; 24.0	–	–	23.0; 23.5	–
	длина протокона	1	8.0	–	2	8.0; 8.0	–	–	–	–
	индекс протокона	1	25.0	–	2	25.0; 24.2	–	–	–	–
P^3	длина	–	–	–	2	26.0; 26.0	–	–	26.0; 26.0	–
	ширина	–	–	–	2	27.0; 27.0	–	–	23.0; 25.0	–
	длина протокона	–	–	–	2	8.0; 8.0	–	–	8.0; 6.5	–
	индекс протокона	–	–	–	2	30.7; 30.7	–	–	–	–
P^4	длина	–	–	–	2	26.0; 26.0	–	–	25.0; 25.5	–
	ширина	–	–	–	2	27.0; 26.0	–	–	23.0; 23.5	–
	длина протокона	–	–	–	2	10.0; 10.0	–	–	11.0; 8.0	–
	индекс протокона	–	–	–	2	38.4; 38.4	–	–	–	–
M^1	длина	3	22.4–24.0	23.0	2	23.0; 24.0	–	–	24.0; 22.0	–
	ширина	3	23.0–23.5	23.2	2	25.0; 25.0	–	–	23.0; 20.0	–
	длина протокона	3	10.5–12.0	11.2	2	9.0; 9.0	–	–	8.0; 6.5	–
	индекс протокона	3	45.8–52.5	50.3	2	39.1; 37.5	–	–	–	–
M^2	длина	2	20.5; 21.0	–	2	23.0; 23.0	–	21.0	23.0; 22.0	–
	ширина	2	22.5; 22.0	–	2	24.0; 23.0	–	21.0	22.5; 22.0	–
	длина протокона	2	10.0; 11.0	–	2	10.0; 10.0	–	9.5	9.6	–
	индекс протокона	2	40.3; 52.3	–	2	43.2; 43.2	–	–	–	–
M^3	длина	2	20.0–22.0	21.0	2	22.0; 22.0	–	20.0	24.0; 22.0	–
	ширина	3	20.0–20.0	20.0	2	21.0; 20.0	–	20.0	22.0; 20.0	–

Продолжение табл. 99

Промеры, мм	Пещера Аман-Кутан II			Пенджикентский карьер			Бинагады (по Гаджиеву, 1953)	Западная Европа (по Громовой, 1949)	
	n	lim	M	n	lim	M	lim	lim	M
длина протокона	3	11.0	11.0	2	8.0; 9.0	–	8.0	10.0; 11.0	–
индекс протокона	3	52.3–55.0	53.2	2	35.4; 40.9	–	–	–	–
Длина нижнего зубного ряда без M_3	–	–	–	1	129.0	–	–	–	–
Длина предкоренных	–	–	–	3	80.0–85.0	83.3	–	–	–
Длина коренных	–	–	–	1	77.0	–	–	–	–
P_2 длина	2	22.0; 22.5	–	5	28.0–30.0	28.6	27.0–29.0	27.0–30.0	28.5
ширина	2	13.0; 13.0	–	5	17.0	17.0	14.0–15.0	13.5–14.0	13.8
длина задней долинки	2	10.5; 10.0	–	–	–	–	–	–	–
индекс задней долинки	2	47.7; 40.0	–	–	–	–	–	–	–
P_3 длина	2	22.2; 24.0	–	5	25.0–29.0	26.6	23.0–25.0	25.0; 26.5	25.6
ширина	2	17.5; 16.0	–	5	18.0–19.0	18.0	16.0–17.0	14.0–16.5	15.5
длина задней долинки	2	11.0; 10.5	–	–	–	–	–	–	–
индекс задней долинки	2	50.0; 43.7	–	–	–	–	–	–	–
P_4 длина	2	24.0; 23.0	–	3	25.0–26.0	25.4	23.0–24.0	25.5–26.5	26.0
ширина	2	15.0; 16.0	–	3	19.0–20.0	19.6	16.0–17.0	14.0–15.0	14.8
длина задней долинки	2	11.0; 10.0	–	–	–	–	–	–	–
индекс задней долинки	2	45.8; 43.4	–	–	–	–	–	–	–
M_1 длина	–	–	–	2	23.0; 26.0	–	20.0–21.0	22.0–24.0	22.8
ширина	–	–	–	2	20.0; 17.0	–	15.0	14.0	14.0
длина задней долинки	–	–	–	–	–	–	–	–	–
M_2 длина	4	21.5–23.5	22.1	2	43.0; 23.0	–	20.0–21.0	23.5–25.0	23.8
ширина	4	13.0–14.0	13.2	2	18.0; 15.0	–	14.5–14.5	13.0–14.0	13.5
длина задней долинки	4	8.0–9.0	8.4	–	–	–	–	–	–
индекс задней долинки	4	34.0–41.9	37.0	–	–	–	–	–	–
M_3 длина	2	23.5; 24.0	–	1	26.0	–	25.0–27.0	24.5–27.5	26.3
ширина	2	12.0; 12.0	–	1	14.0	–	12.5–14.0	11.0–12.0	11.0
длина задней долинки	2	9.0; 9.0	–	–	–	–	–	–	–
индекс задней долинки	2	38.3; 37.5	–	–	–	–	–	–	–

новился немного уже. Выемка двойной петли узкая, внизу заостренная, *v*-образной формы, глубокая, что особенно хорошо выражено на последних коренных зубах. Наружная долинка далеко входила в шейку двойной петли. Такое строение жевательной поверхности нижних коренных зубов Громова (1949) называла «стенонова типа», считала его примитивным и древним признаком. Абсолютная длина задней долинки постепенно уменьшалась от *P*/2 к *M*/3 и составляла 38–62% длины зуба на предкоренных и 22–48% — на нижних коренных.

Учитывая сравнительно малое количество отечественных работ по плейстоценовому ослу, считаем нужным привести по возможности большое количество измерений костей конечностей этого вида (табл. 100–101). Пользуясь методикой, предложенной Кузьминой (1980, 1982), мы попытались проследить отличия в размерах костей конечностей осла, связанных с полом.

Таблица 100

Размеры костей передней конечности плейстоценового осла *Equus hydruntinus* Крыма

Кость	Промеры, мм	*n*	lim	*M* ±*m*
Лопатка Scapula	Ширина через лопаточный бугор	8	61.8–73.6	67.9±1.48
	Длина суставной ямки	13	41.0–50.3	45.7±0.83
	Ширина суставной ямки	13	32.5–41.5	37.9±0.83
Плечевая Humerus	Ширина нижнего эпифиза	35	59.0–65.0	62.0±0.29
	Поперечник нижнего эпифиза	31	64.0–70.0	67.3±0.31
Локтевая Ulna	Длина локтевого отростка	9	65.0–76.0	70.7±1.10
	Ширина локтевого отростка	9	35.0–43.6	40.7±0.89
Лучевая Radius	Макс. длина	3	289.0–293.0	291.3±1.20
	Ширина верхнего эпифиза	22	60.5–70.0	66.9±0.46
	Поперечник верхнего эпифиза	22	34.0–40.0	36.9±0.26
	Ширина диафиза	5	32.0–35.3	33.5±0.56
	Поперечник диафиза	5	24.0–27.0	25.1±0.51
	Ширина нижнего эпифиза	39	56.7–65.6	60.9±0.38
	Поперечник нижнего эпифиза	39	31.0–39.0	34.3±0.29
Пястная Metacarpale	Максимальная длина	33	196.0–228.0	211.8±1.15
	Ширина верхнего эпифиза	50	36.5–43.8	41.0±0.25
	Поперечник верхнего эпифиза	53	26.0–32.0	29.3±0.21
	Ширина диафиза	32	22.2–27.8	26.1±0.28
	Поперечник диафиза	34	18.2–23.5	21.7±0.19
	Ширина нижнего эпифиза	46	32.6–39.5	36.9±0.25
	Поперечник нижнего эпифиза	47	24.5–31.0	28.2±0.19
Фаланга I Phalanx I	Длина	69	67.0–79.0	71.2±1.03
	Ширина верхнего эпифиза	68	36.0–45.0	40.2±0.16
	Ширина диафиза	69	33.6–27.0	26.3±0.10
	Ширина нижнего эпифиза	68	31.2–37.0	34.3±0.14
Фаланга II Phalanx II	Длина	26	28.2–33.6	29.4±1.12
	Ширина верхнего эпифиза	26	38.2–43.2	40.3±0.28
	Ширина диафиза	26	32.2–39.0	35.1±0.31
	Ширина нижнего эпифиза	25	34.0–39.6	37.3±0.33
Фаланга III Phalanx III	Длина	23	36.5–47.0	42.2±0.47
	Длина суставной поверхности	25	35.0–41.8	36.6±0.30
	Диаметр суставной поверхности	25	20.3–23.5	21.5±0.16
	Макс. ширина	22	50.0–57.2	53.9±0.41

11 Заказ 743

Таблица 101

Размеры костей задней конечности плейстоценового осла *Equus hydruntinus* Крыма

Кость	Промеры, мм	*n*	lim	*M* ±*m*
Бедренная	Ширина нижнего эпифиза	5	69.2–77.0	72.8±1.40
Femur	Поперечник нижнего эпифиза	5	75.0–95.0	84.5±3.78
Большая берцовая	Ширина верхнего эпифиза	8	74.6–79.0	77.2±0.52
Tibia	Поперечник верхнего эпифиза	6	65.0–69.0	67.0±0.56
	Ширина нижнего эпифиза	62	50.5–62.2	57.2±0.25
	Поперечник нижнего эпифиза	62	36.8–42.0	39.4±0.20
Таранная	Максимальная длина	47	46.0–54.0	49.9±0.21
Astragalus	Ширина суставной поверхности	47	41.0–47.2	43.7±0.25
Пяточная	Длина	25	89.0–101.0	92.9±0.55
Calcaneus	Ширина суставной части	22	38.0–45.0	40.9±0.31
Плюсневая	Максимальная длина	12	236.7–258.5	251.2±1.79
Metatarsale	Ширина верхнего эпифиза	37	38.0–43.2	40.5±0.24
	Поперечник верхнего эпифиза	34	33.0–40.3	36.1±0.28
	Ширина диафиза	19	23.6–27.5	25.5±0.24
	Поперечник диафиза	19	23.0–27.0	25.7±0.23
	Ширина нижнего эпифиза	21	34.0–41.3	37.6±0.44
	Поперечник нижнего эпифиза	21	25.0–32.0	29.0±0.32
Фаланга I	Длина	63	61.0–71.0	66.8±0.29
Phalanx I	Ширина верхнего эпифиза	63	36.0–43.0	39.6±0.20
	Ширина диафиза	63	22.0–27.0	24.2±0.13
	Ширина нижнего эпифиза	63	29.0–35.0	31.8±0.15
Фаланга II	Длина	37	28.0–34.0	30.6±0.32
Phalanx II	Ширина верхнего эпифиза	36	35.5–40.8	38.3±0.25
	Ширина диафиза	37	30.5–36.5	32.6±0.21
	Ширина нижнего эпифиза	37	31.8–37.3	33.9±0.22
Фаланга III	Длина	39	39.0–46.0	42.3±0.31
Phalanx III	Длина суставной поверхности	39	31.0–39.0	34.5±0.24
	Диаметр суставной поверхности	39	20.0–24.0	21.6±0.17
	Макс. ширина	26	45.5–54.0	50.8±0.46

Многотысячные костные остатки этого вида в Крыму содержали очень малое количество целых костей. От лопаток сохранялись преимущественно суставные ямки. Измерение продольного и поперечного диаметров суставной поверхности позволило отделить кости самок от костей самцов (табл. 102, рис. 61). Коэффициент достоверности различий этих двух выборок по длине суставной поверхности лопатки составлял 5.21, по длине поперечного диаметра — 4.95 при $P < 0.01$.

Изучение размеров дистального конца плечевой кости показало, что к самкам можно было отнести фрагменты шириной 59–63 мм при поперечном диаметре от 64 до 67 мм; к самцам мы отнесли более широкие нижние концы плечевой кости размером 61–65 мм при поперечном диаметре 68–70 мм (рис. 62). Различия статистически достоверны при высоком уровне значимости ($P < 0.01$).

Таблица 102

Отличия в размерах костей передней конечности самок и самцов плейстоценового *Equus hydruntinus* осла Крыма

Кость	Промеры, мм	Самки			Самцы			*t*
		n	lim	*M* ±*m*	*n*	lim	*M* ±*m*	
Лопатка	Длина суставной поверхности	6	41.0–46.0	43.1±0.73	7	45.6–50.3	48.0±0.60	5.21
Scapula	Поперечник суставной поверхности	6	32.5–38.5	35.2±0.92	7	38.8–41.5	40.1±0.37	4.95
Плечевая	Ширина нижнего эпифиза	16	59.0–63.0	61.0±0.32	15	60.0–65.0	62.8±0.40	3.53
Humerus	Поперечник нижнего эпифиза	16	64.0–67.2	65.9±0.27	15	68.0–70.0	68.8±0.20	8.79
Лучевая	Ширина верхнего эпифиза	11	60.5–68.0	65.6±0.62	11	64.0–70.0	68.3±0.36	3.80
Radius	Поперечник верхнего эпифиза	11	34.0–36.5	36.1±0.29	11	37.0–40.0	37.7±0.28	4.00
	Ширина нижнего эпифиза	25	56.7–64.2	59.8±0.39	14	60.5–66.0	62.9±0.42	5.44
	Поперечник нижнего эпифиза	25	31.0–35.2	33.3±0.22	14	34.5–39.0	36.2±0.33	7.25
Пястная	Максимальная длина	15	196.0–213.6	206.7±1.26	16	211.0–228.0	216.1±1.18	5.43
Metacarpale	Ширина верхнего эпифиза	13	36.5–43.0	40.0±0.53	13	41.0–43.8	42.3±0.21	4.03
	Поперечник верхнего эпифиза	15	26.0–30.5	28.3±0.38	15	28.5–32.0	30.4±0.25	4.67
	Ширина диафиза	12	22.2–26.5	24.9±0.44	13	25.0–27.8	27.0±0.23	4.29
	Поперечник диафиза	15	18.2–22.2	21.0±0.28	16	21.6–23.5	22.5±0.14	4.69
	Ширина нижнего эпифиза	15	32.6–37.8	35.9±0.42	16	37.3–39.5	38.5±0.17	5.65
	Поперечник нижнего эпифиза	15	24.5–29.0	27.7±0.31	16	27.8–31.0	29.0±0.22	3.33

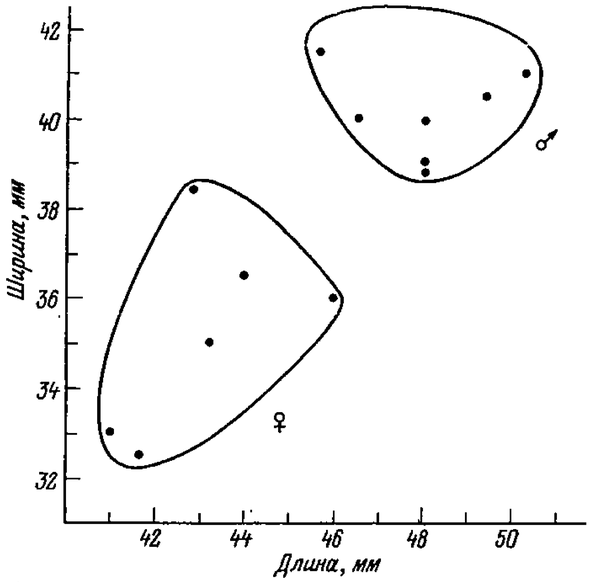


Рис. 61. Размеры суставной ямки лопатки плейстоценового осла.

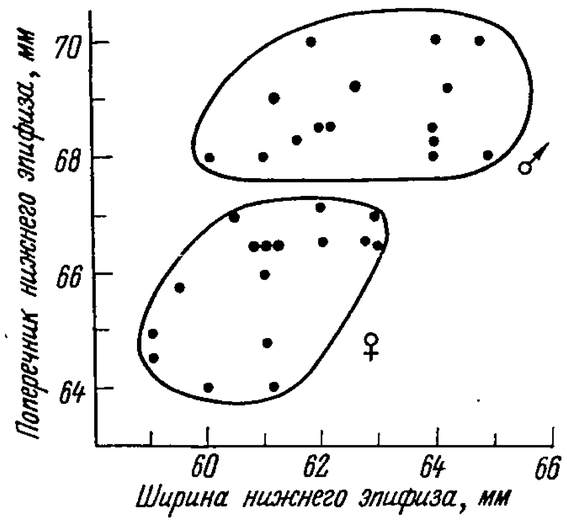


Рис. 62. Размеры дистального конца плечевой кости плейстоценового осла.

Из лучевый костей целыми были всего 3 экз. из Староселья. Их длина — 289, 292 и 293 мм. С учетом всех промеров их можно отнести к самцам. Изменения величины верхнего и нижнего эпифизов лучевой кости представлены в табл. 102 и на рис. 63 и 64. Различия между самками и самцами более четко проявились в размерах нижнего конца лучевой кости ($t = 5.44$ и 7.25 при $P < 0.001$).

Сравнение размеров целых пястных костей плейстоценового осла из Крыма показало, что у самок их длина колебалась от 196 до 214 мм при ширине верхнего эпифиза 36–43 мм, ширине диафиза 22–26.5 мм, ширине нижнего эпифиза 32.6–37.8 мм. К самцам были отнесены пястные кости длиной 211–228 мм при ширине верхнего эпифиза

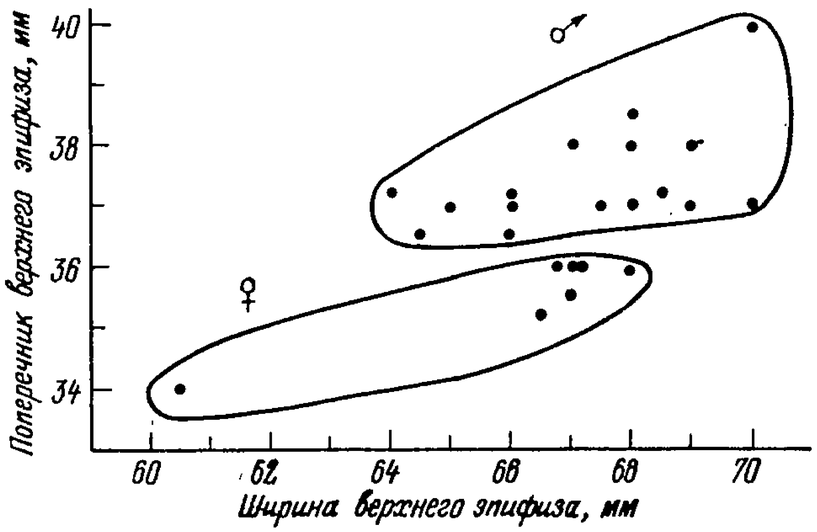


Рис. 63. Размеры проксимального конца лучевой кости плейстоценового осла.

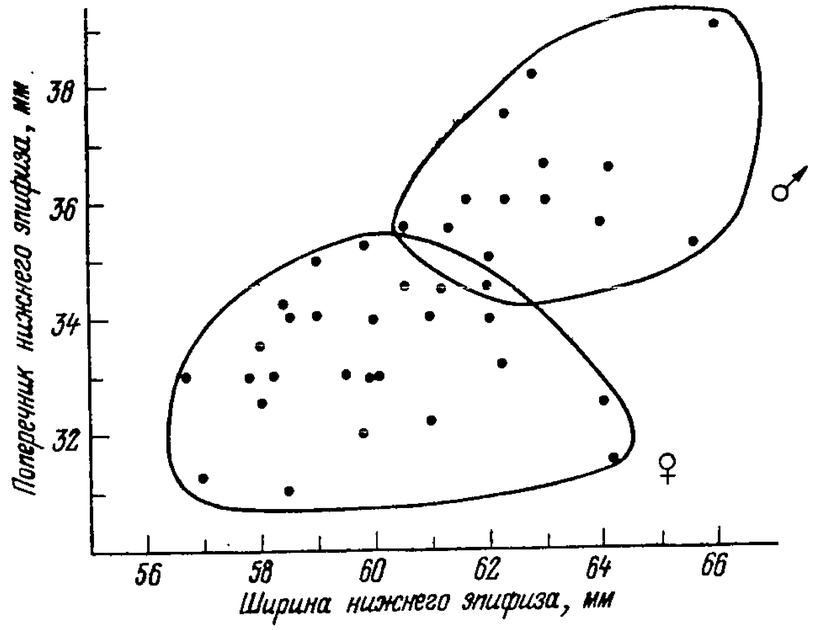


Рис. 64. Размеры дистального конца лучевой кости плейстоценового осла.

41–44 мм, ширине диафиза 25–28 мм и ширине нижнего эпифиза 37.3–39.5 мм (см. табл. 102, рис. 65). Пястные кости ослов из Бинагадов были немного короче и тоньше, что совпало с выводами Верещагина и Барышникова (1980).

Из костей задней конечности наиболее многочисленными были дистальные концы большой берцовой кости, таранные и плюсневые. Соотношение ширины нижнего эпифиза большой берцовой кости и ее поперечника позволило разделить эти фрагменты по полу. К самкам были отнесены дистальные концы шириной 50.5–58.0 мм с поперечником 36.8–40.5 мм; к самцам — шириной 56.5–62.2 мм при поперечнике 38.7–43.2 мм. Различия статистически достоверны при высоком уровне значимости, $P < 0.001$ (табл. 103, рис. 66).

Таранные кости осла из крымских стоянок были также разделены по размерам на две группы. Астрагалы длиной 46–50 мм при ширине нижнего эпифиза 41–45 мм были отнесены к самкам, длиной 50–54 мм при ширине нижнего эпифиза 42.2–47.2 мм — к самцам. Различия статистически достоверны (см. табл. 103, рис. 67). Длина астрагалов из верхних палеонтологических слоев Самаркандской стоянки в среднем 54 мм, наибольшая ширина — 51.7 мм и соотношение ширины нижней суставной поверхности к длине составляло 73.3%. По сравнению с таранными из Крыма они были немного выше и тоньше. Таранные бинагадинского осла — ниже и шире. Эти выводы следует считать предварительными, так как из Бинагадов и Узбекистана значительно меньше палеонтологических остатков.

Серия целых плюсневых костей из Крыма невелика, однако удалось распределить их по полу. К самкам были отнесены плюсневые

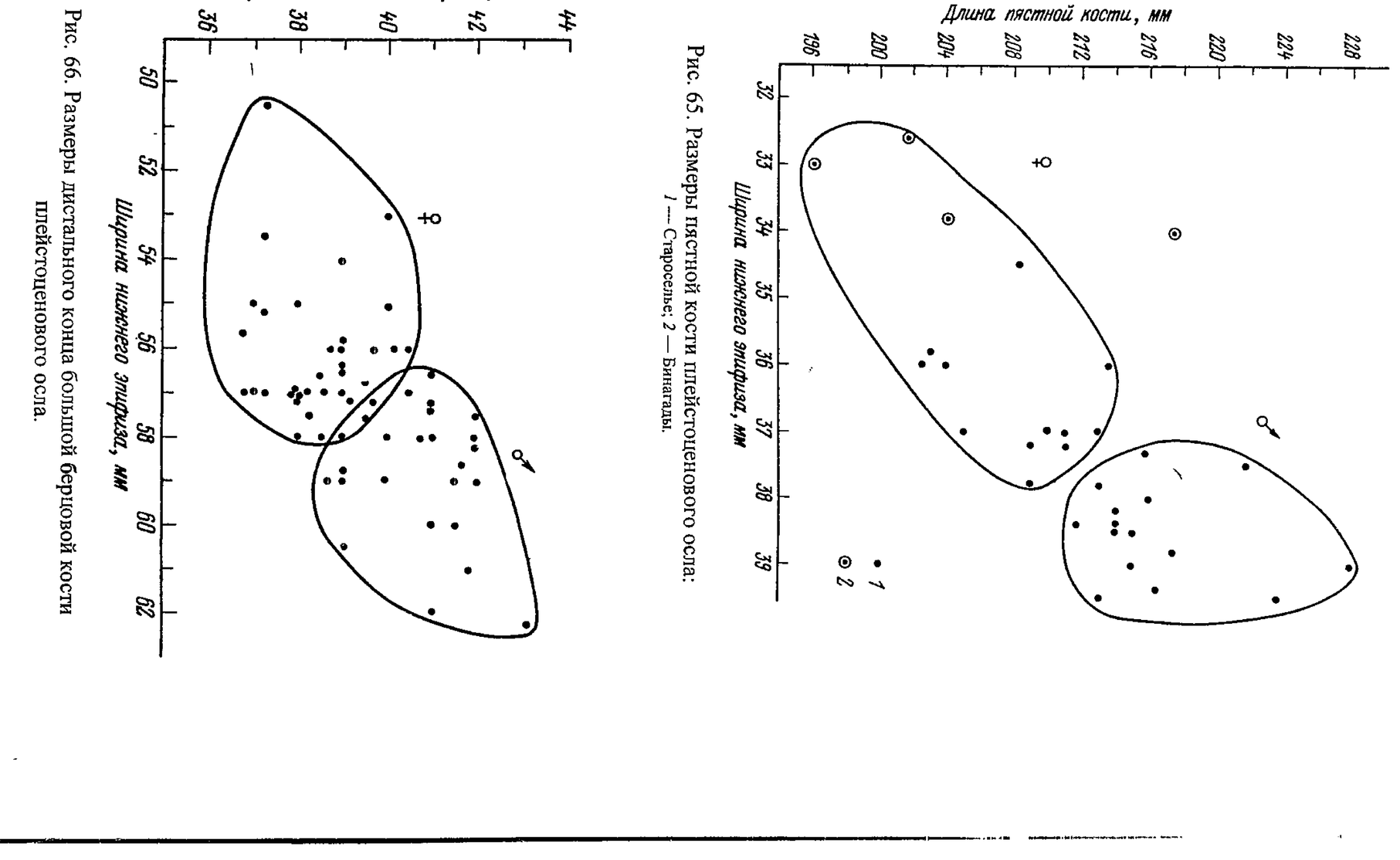


Рис. 65. Размеры пястной кости плейстоценового осла:
1 — Старосельe; *2* — Бинагады.

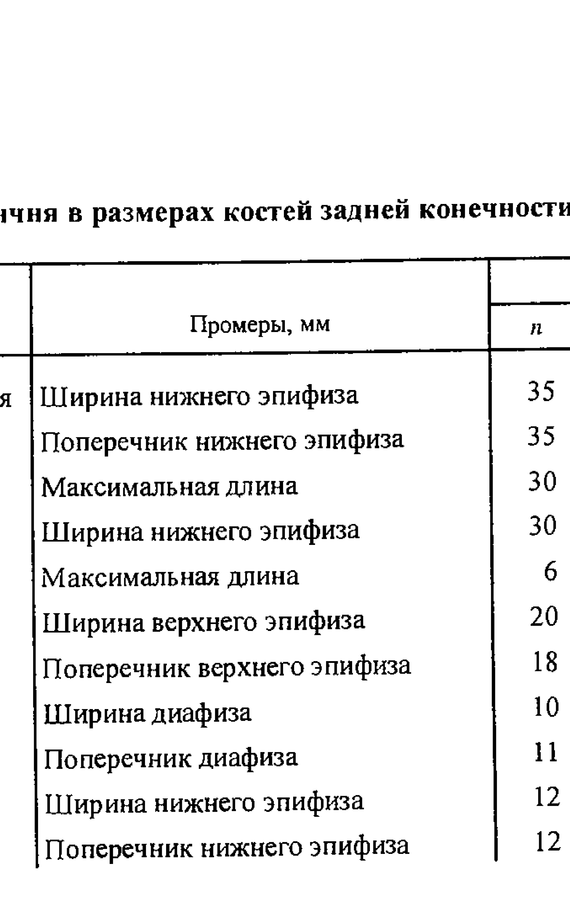


Рис. 66. Размеры дистального конца большой берцовой кости плейстоценового осла.

Таблица 103

Отлнчня в размерах костей задней конечности самок и самцов плейстоценового осла *Equus hydruntinus* Крыма

Кость	Промеры, мм	Самки			Самцы			*t*
		n	lim	*M* ± *m*	*n*	lim	*M* ± *m*	
Большая берцовая	Ширина нижнего эпифиза	35	50.5–58.0	56.1±0.26	27	56.5–62.2	58.7±0.28	6.67
Tibia	Поперечник нижнего эпифиза	35	36.8–40.5	38.5±0.17	27	38.7–43.2	40.7±0.23	7.86
Таранная	Максимальная длина	30	46.0–50.2	49.1±0.18	17	50.0–54.0	51.4±0.21	8.85
Astragalus	Ширина нижнего эпифиза	30	41.0–45.0	43.0±0.24	17	46.2–47.2	44.9±0.41	3.96
Плюсневая	Максимальная длина	6	236.7–252.2	246.6±2.26	6	253.5–258.5	255.8±0.76	3.86
Metatarsale	Ширина верхнего эпифиза	20	38.0–40.5	39.4±0.15	18	40.0–43.2	41.8±0.20	10.00
	Поперечник верхнего эпифиза	18	33.0–39.0	35.4±0.34	16	35.0–40.3	36.9±0.37	2.94
	Ширина диафиза	10	24.0–26.0	25.0±0.25	7	25.0–27.5	26.1±0.35	2.62
	Поперечник диафиза	11	23.0–26.2	25.3±0.34	7	25.6–27.0	26.3±0.17	2.56
	Ширина нижнего эпифиза	12	34.0–38.4	36.5±0.47	9	37.6–41.3	39.2±0.42	4.29
	Поперечник нижнего эпифиза	12	25.0–29.5	28.1±0.34	8	28.8–32.0	30.0±0.35	3.88

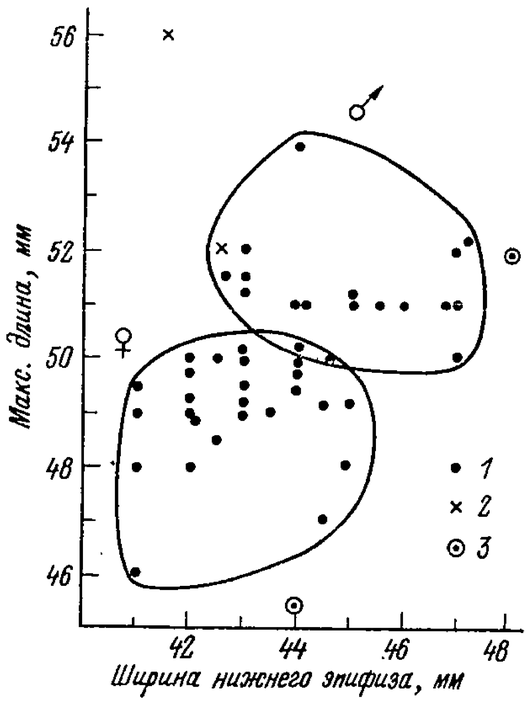


Рис. 67. Размеры таранной кости плейстоценового осла:
1 — Крым, Староселье, Чокурча; *2* — Самаркандская стоянка; *3* — Бинагады.

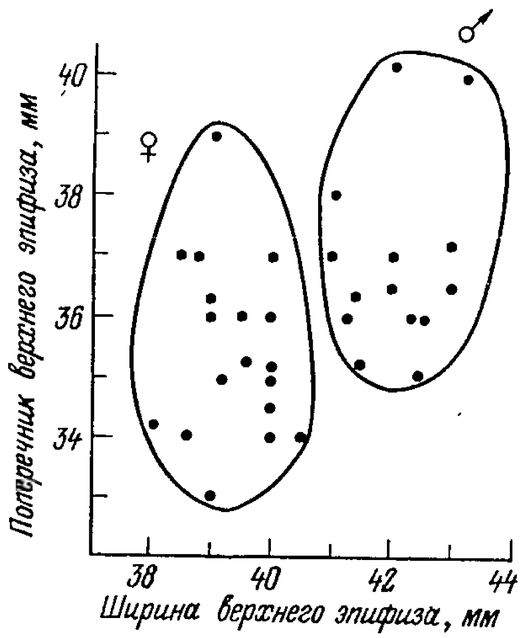


Рис. 68. Размеры проксимального конца плюсневой кости плейстоценового осла.

кости длиной 236–252 мм, к самцам 253–258 мм. Чаще встречались фрагменты проксимального конца плюсневой кости. В определении пола большое значение имела ширина верхнего эпифиза. Верхние концы плюсневой кости шириной 38–40.5 мм при поперечнике от 33 до 39 мм были отнесены к самкам; шириной 40–43 мм при поперечнике 35–40 мм — к самцам. Задачу разделения по полу облегчала и длина костей в тех случаях, где она была известна. В целом вырисовалась картина, представленная в табл. 103 и на рис. 68. По размерам метаподий ослов Верещагин и Барышников (1980) выделили три популяции: закавказскую, крымскую и южноевропейскую, причем отмечена тенденция увеличения массивности метаподий вида с востока на запад.

По длине трубчатых костей обычно принято исчислять рост вымерших животных. Используя данные Витта (1952) по длине пястных и плюсневых костей, можно предположить, что самки плейстоценового осла в Крыму достигали в холке 125–130 см, самцы — 130–136 см по плюсневым или 130–140 см — по пястным костям. Рост осла из Молдавии, высчитанный по длине большой берцовой кости, размеры которой указал Давид (1977), составлял 120–128 см. Это дает основание предполагать, либо данная кость принадлежала самке, либо в Молдавии обитали менее крупные особи этого вида.

Остатки осла известны также из Западной и Восточной Европы и юго-западной Азии. Они найдены во Франции, южной Англии, Германии, Италии и на о. Сицилия (Stehlin, Grazziosi, 1935). В Италии

костные остатки осла известны из мустьерских слоев до позднего палеолита, а во Франции и Германии они встречались не позже мустье (Azzaroli, 1979). Вофрей (Vaufrey, 1931) описал зубы осла из Палестины, из грота Ум-Катафа, извлеченные из верхнеашельских слоев стоянки древнего человека. В умеренно теплые эпохи вюрма ослы обитали в Чехословакии, Австрии, Венгрии, Румынии. В холодные периоды вюрма ареал осла отодвигался к югу (Radulesco, Samson, 1962; Samson, 1975). В Восточной Европе позднечетвертичные остатки осла известны из Молдави, Крыма, Приазовья, Апшеронского полуострова, на средней и нижней Волге (Громова, 1965; Алексеева, 1985). Нахождение остатков осла на территории Казахстана и Узбекистана представляет большой зоологический и палеогеографический интерес, так как расширяет ареал осла на восток.

На протяжении позднего плейстоцена осел обитал совместно со многими видами млекопитающих.: зайцем-русаком, сусликом, сурком, корсаком, пещерным медведем, пещерной гиеной, степным хорем, барсуком, мамонтом, шерстистым носорогом, лошадью, благородным, гигантским и северным оленями, косулей, бизоном и сайгой. Дальнейшее увеличение влажности климата, наступившее в голоцене, сократило ареал осла. Он дожил до мезолита в Крыму (Громов, Громова, 1937); в Венгрии, Югославии, Румынии и Молдавии он жил еще в раннем и среднем неолите (Necrasov, Haimovici, 1962; Давид, 1977, 1980; Верещагин, Барышников, 1980), а на границе раннего и среднего голоцена еще обитал по северному побережью Черного моря (Бибикова, 1975).

Таким образом, морфологические особенности зубной системы и костей скелета, распространение и сопутствующие виды животных свидетельствуют о теплолюбивости и сухолюбивости плейстоценового осла.

Глава 4. СИСТЕМАТИКА ЛОШАДЕЙ ПОДСЕМЕЙСТВА EQUINAE

Как видно из описания остеологического материала, приведенного в главах 2 и 3, при изучении новых палеонтологических сборов исследователи постоянно сталкивались с трудностями по установлению видовой принадлежности ископаемых остатков лошадей. Это приводило к переописаниям, отнесению вначале к одному, затем к другому виду или новоописанию, поэтому в настоящее время система лошадей подсемейства Equinae оказалась сложной и запутанной.

Фрагментарность ископаемых черепов и костей конечностей не позволяет провести сравнительное исследование плиоценовых и антропогеновых лошадей по единым параметрам. Во избежание субъективных, неопределенных характеристик (типа «морда короткая», «метаподии тонкие», «межглазничное расстояние широкое») решено провести сравнение размеров костей всех вымерших и ныне живущих лошадей с аналогичными размерами эталонного вида, в качестве которого избран кулан. Эта методика не нова, она применялась для изучения морфологии близких видов хищных и копытных (Смирнов, 1936; Верещагин, 1967, 1973; Eisenmann, 1980, 1981). В отличие от западноевропейской методики, где вычислялся логарифм отклонения, я вычисляла относительные размеры черепа, зубов и костей конечностей всех изученных видов лошадей в процентах от аналогичных промеров кулана, которые и были приняты за 100% (Приложение, табл. II–XI; рис. 71–72).

4.1. ПЛИОЦЕНОВЫЕ ЛОШАДИ

Для решения спорных вопросов систематики древних, позднеплиоценовых и раннеантропогеновых лошадей можно было использовать размеры зубных рядов, изолированных зубов и метаподий. Наиболее информативными оказались уклонение относительной длины протокона всех исследуемых видов от относительной длины протокона кулана (рис. 69).

Всех древних лошадей относили к подроду *Allohippus*. Самой древней из аллогиппусов была лошадь, описанная первоначально Громовой из плиоценовых отложений Приазовья как *E. stenonis*.

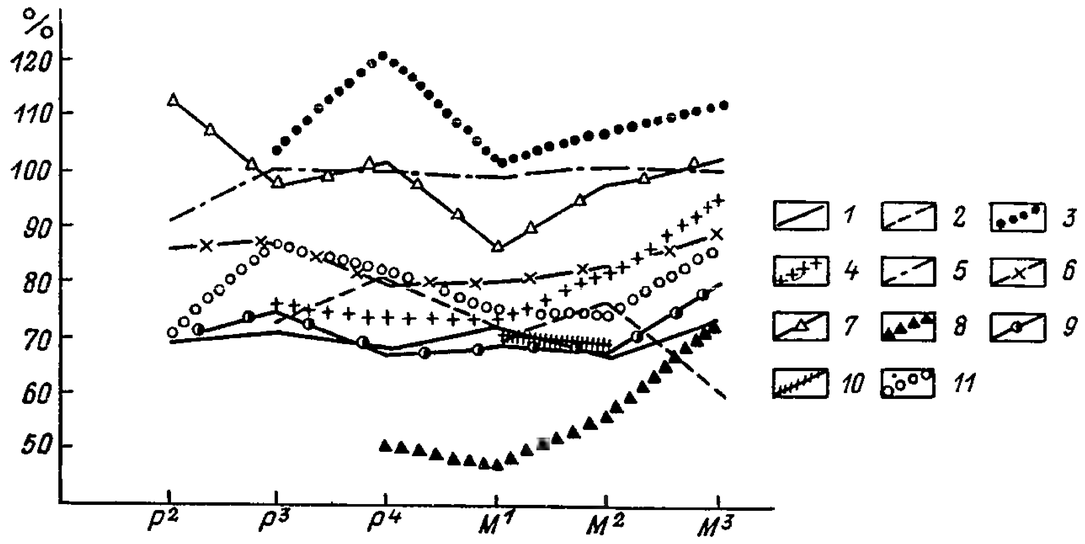


Рис. 69. Уклонение относительной длины протокона различных форм древних лошадей рода *Equus*:

1 — E. livenzovensis; 2 — E. stenonis; 3— E. sivalensis; 4 — E. pamirensis; 5 — E. sanmeniensis; 6 — E. sussenbornensis; 7 — E. namadicus, 8 — E. hipparionoides; 9 — E. altidens; 10 — E. singularis; 11 — E. verae. Относительная длина протокона кулана *E. hemionus* принята за 100%.

В 1978 г. Байгушева после новых исследований выделила эту лошадь в новый вид *E. livenzovensis*. Подробное изучение лошадей Стенона в Западной и Восточной Европе позволило Аззаролли (Azzaroli, 1982) признать ливенцовскую лошадь самостоятельным и самым древним видом из подрода аллогиппусных лошадей на территории Евразии.

Очень близко от кривой зубов ливенцовской лошади (см. рис. 69) находится отрезок кривой совсем недавно описанной Фороновой (1990) лошади *E. singularis* из отложений древнего плейстоцена Кузнецкой котловины. Характер складчатости эмали зубов и очень крупные размеры костей приближают ее к *E. livenzovensis*. Возможно, что *E. singularis* следует рассматривать как синоним *E. livenzovensis*.

Также очень близко от кривой зубов ливенцовской лошади находится кривая, характеризующая зубы очень мелкой лошади *E. altidens*, которую Аззароли (Azzaroli, 1990) считал в близком родстве с куланами. Судя по нашему графику, ее зубы очень сильно отличаются от зубов кулана: они очень близки к характеристикам зубов лошади Стенона (см. рис. 69).

Между кривыми зубов *E. altidens* и *E. stenonis* находится кривая зубов *E. pamirensis*, описанная Шараповым (1972) первоначально как *E. stenonis*; позже он отнес ее к *E. sivalensis* (1975) и, наконец, в 1986 г. посчитал нужным выделить в самостоятельный вид *E. pamirensis*. От кривой зубов сиваликской лошади она отстоит очень далеко, а вот с лошадью Стенона — очень близко (см. рис. 69). Аззароли (Azzaroli, 1990) предлагает считать ее подвидом *E. stenonis pamirensis*. От типичной лошади Стенона ее отличают более толстые дистальные отделы конечностей (метаподии).

Следующая пара кривых, лежащих близко друг от друга, характеризует зубы зюссенборнской лошади и зубы *E. verae*, описанной Шером (1971) из раннеплейстоценовых отложений Колымской низменности. В 1980 г. Лазарев описал свои находки лошадей в Колымской низменности как *E. coliemensis*. Считаю, что колымская лошадь должна рассматриваться как синоним *E. verae*. В 1980 г. Куртен и Андерссон (Kurten and Anderson, 1980) высказали предположение считать и *E. verae* синовнимом *E. süssenbornensis* в статусе подвида. От зюссенборнской лошади лошадь Веры отличается несколько большей шириной метаподий (Приложение, табл. V, VI).

Дальше всего от размеров кулана отстоят кривые размеров протокона зубов лошадей из Индии — относительно крупной *E. namadicus*, остатки которой найдены на Кавказе (Габуния, Векуа, 1989; Барышников, 1993) и мелкой *E. sivalensis*, к которой, может быть, следует относить мелкую лошадь из Кукукская Афгано-Таджикской депрессии (Шарапов, 1986).

Среди лошадей, протокон которых очень сильно отличался от протокона лошадей Стенона, находится *E. hipparionoides*, описанная Векуа в 1960 г. из раннеплейстоценовых отложений Ахалкалаки в Грузии. Эта лошадь отличается тем, что у нее на нижних коренных зубах всегда присутствует парастилид и гипостилид, а иногда и эктостилид. Наличие этих добавочных элементов на постоянных коренных зубах характерно лишь для некоторых *Hipparion* (Громова, 1952; Габуния, 1959). У лошадей Стенона парастилид и гипостилид развиты только на молочных зубах. На основании этого *E. hipparionoides* заслуживает выделения в самостоятельный подрод *Vekuahippus subgen.* nov. в честь автора описания этого вида, А. К. Векуа.

Наиболее интересной оказалась кривая зубов санменской лошади, остатки которой известны из отложений раннего плейстоцена Восточной Сибири (Вангенгейм, 1960, 1961, 1966, 1977), на Алдане, у горы Тологой и в Казахстане (Кожамкулова, Коченов, 1986). Аззароли (Azzaroli, 1986) отмечал, что санменская лошадь из Китая отличается от лошади Стенона и *E. namadicus*. По нашим данным, она чрезвычайно сходна с зубами кулана, за исключением *P*2/. Кроме того, ее метаподии считаются самыми стройными среди метаподий у крупных лошадей конца плиоцена и начала плейстоцена (Калмыков, 1984). Это позволяет мне вывести *E. sanmeniensis* из подрода *Allohippus* и включить ее в подрод *Hemionus*.

4.2. АНТРОПОГЕНОВЫЕ ЛОШАДИ

При рассмотрении аналогичного графика, построенного для уклонений относительной длины протокона лошадей подрода *Equus*, прежде всего видно, что протокон ленской лошади относительно длиннее протокона лошади Пржевальского (рис. 70). Обе кривые идут почти параллельно, что говорит, по-моему, об их близком родстве.

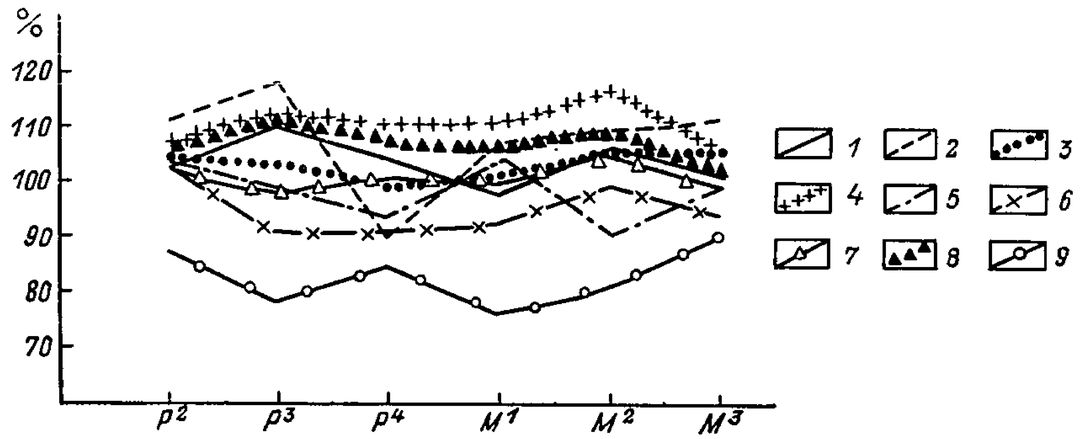


Рис. 70. Уклонение относительной длины протокона различных видов лошадей подродов *Equus* и *Asinus*:

1 — E. mosbachensis; 2— E. latipes; 3 — E. uralensis; 4 — E. lenensis, 5 — E. dalianensis; 6 — E. gmelini; 7 — E. caballus; 8 — E. przewalskii; 9 — E. hydruntinus. Относительная длина протокона кулана *E. hemionus* принята за 100%.

Относительная длина протокона тарпана — самая маленькая среди настоящих лошадей и значительно меньше, чем у древней домашней лошади Ботая. Отсюда следует, что тарпан никак не мог быть предком домашней лошади. При доместикации в неолите все животные мельчали: это известно и для коров, и для овец, и для коз (собака тоже относительно меньше своего прародителя волка), поэтому крупная ботайская домашняя лошадь никак не могла произойти от мелкого голоценового тарпана.

Тарпан в голцеоне мог представлять мелкую дикую лошадь, занимающую промежуточный ареал между *E. gallicus* из Франции и *E. lenensis* из Восточной Сибири. Остатки лошади, которые Форонова (1990) описала под названием *E. ex gr. gallicus* из позднеплейстоценовых отложений Кузнецкой котловины, по размерам очень похожи на *E. lenensis*, и могли являться «мостиком», связывавшим, может быть, единый ареал. С другой стороны, тарпан мог быть домашней лошадью, вновь одичавшей. Такие случаи не единичны. Много одичавших домашних лошадей известно во Франции, на островах в Каспийском море, а больше всего их в Севервной Америке. Песков (1994) сообщает, что видел в Америке, в штате Вайоминга, маленький табунок мустангов еще в 1972 г. Дальнейшее накопление материалов по мелким позднеплейстоценовым и голоценовым лошадям позволит, надеюсь, разрешить проблему тарпана.

Но если не тарпан, то кто же мог быть предком домашней лошади? Цалкин еще в 1956 г. связывал происхождение домашних лошадей с некоторыми толстокостными формами лошадей верхнего плейстоцена, такими, как *E. caballus latipes, E. c. germanicus* и др. Бибикова (1967) изучала череп и другие костные остатки лошади из поселения Дереивка с правого берега Днепра, датированные второй половиной IV тыс до н. э. Она пришла к выводу, что череп принадлежал домашней лощади: он имел более широкую мозговую часть и отличался от

черепа лошади Пржевальского и тарпана. Она высказывала предположение, что предков домашней лошади нужно искать среди среднеплейстоценовых лошадей Поволжья, т. е. *E. latipes*.

Если учесть, что *E. latipes* дожила в Прикарпатье и на Русской равнине до голоцена, что ботайские домашние лошади из Северного Казахстана оказались более близки к широкопалой лошади, я считаю, что целесообразно вернуться к забытым предположениям Цалкина и Бибиковой и считать *E. latipes* возможным предком крупной, рослой древней домашней лошади, которая в IV–III тыс. до н. э. обитала от Прикарпатья до Иртыша в промежутке между 48° и 53° с.ш.

Сравнение относительных размеров черепа и костей конечностей различных видов лошадей рода *Equus* с аналогичными размерами костей кулана подтверждает их видовую самостоятельность (рис. 71–72).

4.3. ХАРАКТЕРИСТИКА ПОДРОДОВ

Подрод *Allohippus* Kretzoi, 1938 — Аллогиппусы

Характеристика. Лошади крупных, средних и мелких размеров. Основная длина черепа — 510–620 мм. Верхние коренные зубы с сильно складчатой эмалью и относительно коротким протоконом, достигающим на *M*1/ 8.6–13.2 мм, что составляет 39.3% длины зуба. Внутренняя стенка протокона вогнутая. Внутренняя долинка без шпоры. Длина нижнего ряда коренных — 170–220 мм. Парастилид и гипостилид возможен на молочных зубах. Лопасти двойной петли на коренных более или менее округлые, на предкоренных метастилид немного заострен на вершине. Они образуют острую *v*-образную складку. Наружная долинка на предкоренных мелкая, на коренных зубах глубоко проникает в шейку двойной петли.

Пястные длиной 217–298 мм при относительной ширине нижнего эпифиза 18–23% длины кости. Плюсневые длиной 252–331 мм при относительной ширине нижнего эпифиза 17.4% длины кости.

Сравнение. От лошадей подрода *Vekuahippus* subgen. nov. отличаются более длинным протоконом с вогнутой внутренней стенкой на верхних коренных зубах, отсутствием парастилида и гипостилида на постоянных нижних коренных зубах, более массивными метаподиями.

От ослов подрода *Asinus* отличаются более крупными размерами, сильной складчатастью эмали верхних коренных зубов, более длинными метаподиями.

От полуослов подрода *Hemionus* отличаются более сильной складчатостью эмали верхних зубов, более широкими метаподиями.

От лошадей подрода *Equus* отличаются коротким, вогнутым протоконом на верхних коренных и выемкой двойной петли *v*-образной формы, более длинными и тонкими метаподиями.

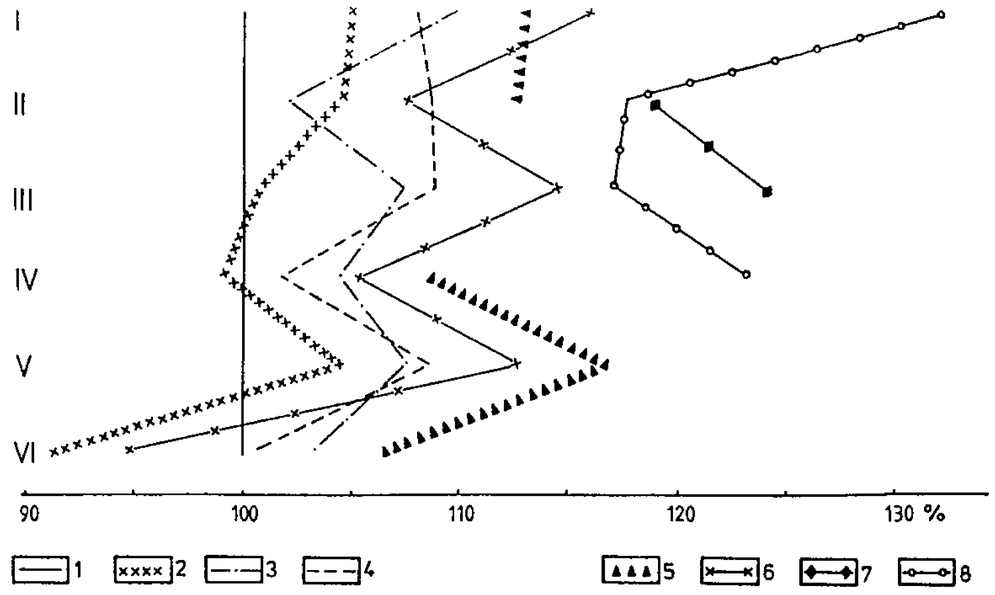


Рис. 71. Относительные размеры черепа различных видов лошадей рода *Equus* по сравнению с размерами черепа кулана (100%):
1 — E. hemionus; 2 — E. gmelini; 3— E. lenensis; 4 — E. przewalskii; 5 — E. latipes; 6 — E. uralensis; 7 — E. dalianensis; 8 — E. mocbachensis. I — основная длина, II — длина ряда коренных зубов, III — ширина в резцах, IV — ширина в глазницах, V — ширина в сочленовных мыщелках, VI — высота за последним коренным.

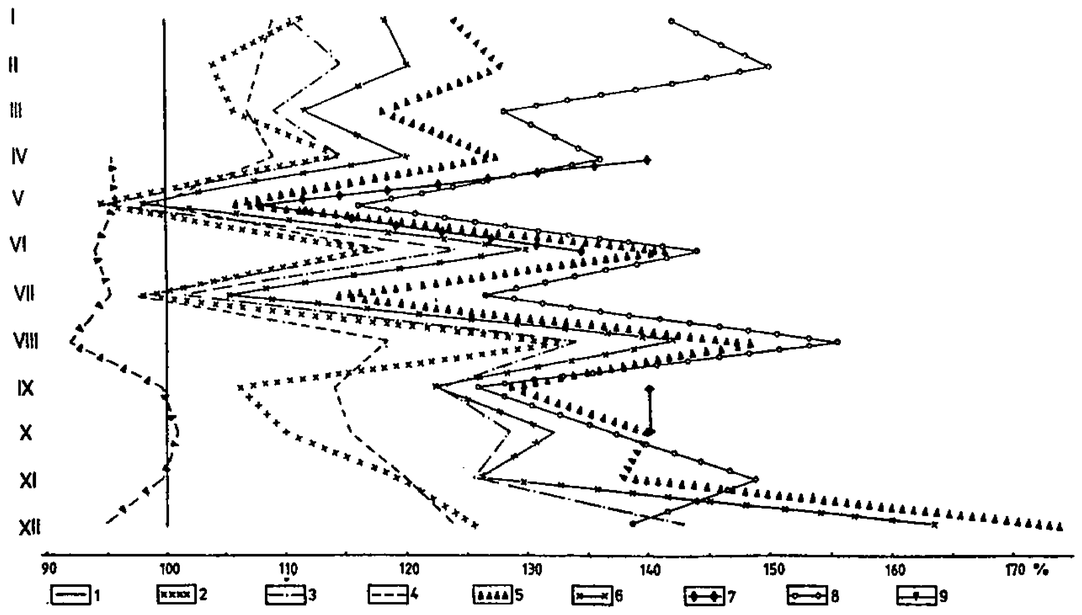


Рис. 72. Относительные размеры костей передней конечности различных видов лошадей рода *Equus* по сравнению с размерами костей кулана (100%):
1–8 обозначены как на рис. 71, *9 — E. hydruntinus.* I — длина плечевой кости, II — ширина ее нижнего конца, III — длина лучевой кости, IV — ширина ее нижнего конца, V — длина пястной кости, VI — ширина ее нижнего конца, VII — длина первой фаланги, VIII — ширина ее днафиза, IX — длина второй фаланги, X — ширина ее диафнза, XI — длина третьей фаланги, XII — максимальная ширина третьей фаланги.

Геологический возраст. Поздний плиоцен, древний плейстоцен.

Распространение. Молдавия, Крым, Северное Причерноморье и Приазовье, Казахстан, Таджикистан, юг Западной и Восточной Сибири, крайний северо-восток Азии, Колымская низменность.

Подрод представлен 6 видами: *Equus livenzovensis* Bajgusheva, 1978; *E. stenonis* Cocchi, 1867; *E. altidens* Reichenau, 1915; *E. namadicus* Falconer, 1849; *E. sivalensis* Falconer et Cautley, 1849; *E. süssenbornensis* Wüst, 1901.

Подрод *Vekuahippus* subgen. nov. — Лошади Векуа

Характеристика. Лошади средних размеров. На верхних зубах исключительно короткий протокон, на *M*1/ — 6 мм, относительная длина которого составляет на *P*4/ — 23.4%, на *M*1/ — 23.2%, на *M*2/ — 27.7%, на *M*3/ — 36.5%. Внутренняя стенка протокона прямая. Шпора внутренней долинки хорошо развита на всех зубах, в особенности на *P*4/. Эмалевый слой тонкий, сильно складчатый. Длина нижнего ряда коренных 193 мм.

Пястная длиной 239 мм при относительной ширине нижнего эпифиза 19.2%. Длина плюсневой — 271–292 мм. Относительная ширина нижнего эпифиза — 16.4% длины кости.

Сравнение. От лошадей подродов *Allohippus, Asinus, Hemionus* и *Equus* отличаются более коротким протоконом на верхних коренных зубах, присутствием парастилида и гипостилида, а иногда и эктостилида на нижних коренных зубах.

От ослов подрода *Asinus* отличаются более длинными и массивными метаподиями, от полуослов подрода *Hemionus* — более сильной складчатостью эмали, от лошадей подрода *Equus* — наличием глубокой *v*-образной выемки двойной петли на нижних коренных зубах. Размеры и пропорции метаподий сходны с таковыми полуослов подрода *Hemionus*.

Геологический возраст. Ранний плейстоцен (бакинский ярус).

Распространение. Закавказье, Ахалкалаки. 1 вид — *Equus hipparionoides* Vekua, 1960.

Подрод *Hemionus* Stehlin et Graziosi, 1935 — Полуослы

Характеристика. Лошади крупных и средних размеров. На черепе характерны длинные слуховые трубки, направленные косо назад и вверх. Межчелюстные кости в месте своего соединения, впереди от носового отверстия, имеют парный бугорок. Основная длина черепа колеблется от 400 до 520 мм. На верхних коренных зубах складчатость эмали слабая, протокон относительно длинный. На *M*1/ длина протокона 9–14 мм, что составляет в среднем 30–50% длины

зуба. Внутренняя долинка без шпоры. Клыки развиты как у самцов, так и самок. Нижний край нижнечелюстной кости волнистый. Длина нижнего ряда коренных — 150–185 мм. Двойная петля состоит из округлого метаконида и треугольного метастилида, как у настоящих лошадей, но складка эмали между лопастями двойной петли острая, *v*-образной формы. Наружная долинка глубоко входит в шейку двойной петли только на нижних коренных зубах.

У полуослов подрода *Hemionus* пястные длиной 220–265 мм при относительной ширине нижнего эпифиза 17–22% длины кости. Плюсневые длиной 259–300 мм при относительной ширине нижнего эпифиза 14.5–17.5% длины кости.

Сравнение. От лошадей подродов *Allohippus, Vekuahippus* и *Equus* отличаются слабой складчатостью эмали как верхних, так и нижних зубов.

От лошадей подрода *Equus*, кроме того, отличаются *v*-образной складкой между лопастями двойной петли на нижних коренных зубах и более длинными, стройными метаподиями.

Геологический возраст. Поздний плиоцен — современность.

Распространение. Центральная Азия, Китай, Восточная Сибирь (Алдан ниже устья р. Танды, Тологой в Забайкалье и, возможно, Ангара у С. Кежмы). В позднем плейстоцене — на Кавказе, в Передней и Средней Азии, в долинах Иртыша и Енисея, в Китае, Якутии до побережья Полярного бассейна (о. Бегичева) и в Японии, на о. Хонсю.

Подрод представлен 3 видами: *Equus sanmeniensis* Teilhard et Piveteau, 1930; *E. nipponicus* Shikama, Onuki, 1962; *E. hemionus* Pallas, 1775.

Подрод *Asinus* Frisch, 1775 — Настоящие ослы

Характеристика. Лошади мелких размеров. Основная длина черепа — 415–465 мм. Длина верхнего ряда предкоренных и коренных — 150 мм. Возможно присутствие *P*1/. Зубы мелкие. Протокон короткий, на *M*1/ — 6–10 мм, что составляет 38% длины зуба. Внутренняя стенка протокона вогнутая, складчатость эмали слабая. Длина нижнего ряда коренных — 153 мм. На нижних коренных зубах метаконид овальный, метастилид у вершины немного заострен. Выемка двойной петли узкая, *v*-образной формы. Наружная долинка входит далеко в шейку двойной петли, особенно на коренных зубах.

Метаподии короткие, тонкие. Длина пястных 195–230 мм при относительной ширине нижнего эпифиза 17% длины кости. Длина плюсневых 235–260 мм. Относительная ширина нижнего эпифиза — 15% длины кости.

Сравнение. От всех подродов лошадей отличаются самыми мелкими размерами и наиболее стройными конечностями.

Геологический возраст. Ранний плейстоцен — современность.

Распространение. Молдавия, Крым, Северный Кавказ, средняя и нижняя Волга, Южный Урал, Узбекистан, Юг Западной и Восточной Европы.

Подрод представлен 2 видами — *Equus hydruntinus* Regalia, 1907; *Equus asinus* Brisson, 1762.

Подрод *Equus* Linnaeus, 1758 — Настоящие лошади

Характеристика. Лошади крупных, средних и мелких размеров. Основная длина черепа 465–590 мм. Верхние коренные зубы с эмалью средней складчатости.

Метаподии относительно короткие и толстые. Пястные длиной 170–270 мм, при относительной ширине нижнего эпифиза 21–23.5% длины кости. Плюсневые длиной 230–320 мм при относительной ширине нижнего эпифиза 17–20% длины кости.

Сравнение. От лошадей подродов *Allohippus, Vekuahippus, Asinus* и *Hemionus* отличаются узким, плоским, длинным, овальным протоконом, достигающим на *M*1/ длины 10–17 мм, что составляет 35–65% длины зуба. Округлый метаконид и треугольный с заостренной вершиной метастилид соединены широкой *U*-образной выемкой.

Геологический возраст. Ранний плейстоцен — современность.

Распространение. Европа, Северная и Центральная Азия.

Подрод представлен 8 видами: *Equus mosbachensis* Reichenau, 1903; *E. latipes* Gromova, 1949; *E. uralensis* Kuzmina, 1975; *E. lenensis* Russanov, 1968; *E. dalianensis* Zhow, Sun. Xu, Li, 1985; *E. gmelini* Antonius, 1912; *E. przewalskii* Poljakov, 1881; *E. caballus* L., 1758.

В табл. 104 даны основные средние характеристики подродов лошадей рода *Equus*.

После сравнения морфологических особенностей плиоценовых и антропогеновых лошадей система рода *Equus* в пределах Северной Евразии выглядит следующим образом:

Семейство Equidae Gray, 1821

Подсемейство Equinae Steinmann et Doderlein, 1890

Род *Equus* Linnaeus, 1758

+ Подрод *Allohippus* Kretzoi, 1938

+ *Equus* (*Allohippus*) *livenzovensis* Bajgusheva, 1978
+ *Equus* (*Allohippus*) stenonis Cocchi, 1867

Подвиды: *stenonis* Cocchi, 1867; *vireti* Prat, 1964; *senezensis* Prat, 1964; *pamirensis* Sharapov, 1986 (= bactrianus Vangengeim et al., 1988).

+ *Equus* (*Allohippus*) *altidens* Reichenau, 1915
+ *Equus* (*Allohippus*) *namadicus* Falconer, 1849
+ *Equus* (*Allohippus*) *sivalensis* Falconer et Cautley, 1849
+ *Equus* (*Allohippus*) *süssenbornensis* Wüst, 1901

Подвиды: *süssenbornensis* Wüst, 1901; *verae* Sher, 1971 (= coliemensis Lasarev, 1980);

+ *Equus* (*Allohippus*) *valeriani* Gromova, 1946

+ Подрод *Vekuahippus* subgen. nov.

+ *Equus (Vekuahippus) hipparionoides* Vekua, 1960

Подрод *Equus* Linnaeus, 1758

+ *Equus (Equus) mosbachensis* Reichenau, 1903

Подвиды: *mosbachensis* Reichenau, 1903; *nordostensis* Russanov, 1968

+ *Equus (Equus) latipes* Gromova, 1949

Подвиды: *latipes* Gromova, 1949; *chosaricus* Gromova, 1949; *orientalis* Russanov, 1968

+ *Equus (Equus) uralensis* Kuzmina, 1975

Подвиды: *uralensis* Kuzmina, 1975; *levis* ssp. nov.

+ *Equus (Equus) lenensis* Russanov, 1968
+ *Equus (Equus) dalianensis* Zhow, Sun, Xu, Li, 1985
+ *Equus (Equus) gmelini* Antonius, 1912

Подвиды: *gmelini* Antonius, 1912; *silvaticus*, Vetulani, 1927 (1928)

Equus (Equus) caballus Linnaeus, 1758
Equus (Equus) przewalskii Poljakov, 1881

Подрод *Hemionus* Stehlin et Graziosi, 1935

+ *Equus (Hemionus) sanmeniensis* Teilhard de Chardin et Piveteau, 1930

Equus (Hemionus) hemionus Pallas, 1775

Подвиды: *hemionus* Pallas, 1775; *onager* Boddaert, 1785; *khur* Lesson, 1827; *hemippus* J. Geofroy, 1855; *kiang* Moorcroft, 1841; *polydon* Hodson, 1847; *finschi* Matschie, 1911; *holdereri* Matshie, 1911

Подрод *Asinus* Frisch, 1775

+ *Equus (Asinus) hydruntinus* Regalia, 1907
Equus (Asinus) asinus Brisson, 1762

Таблица 104

Основные средние характеристики подродов лошадей рода *Equus*

Подрод	Основная длина черепа		Длина P^2–M^3		Длина M^1		Длина протокона M^1	
	lim	*M*	lim	*M*	lim	*M*	lim	*M*
Allohippus	512.0–616.0	561.0	170.0–207.0	189.0	24.9–34.0	28.0	8.6–13.2	11.0
Vekuahippus subgen. nov.	–	–	–	–	–	25.8	–	6.0
Asinus	416.0*–464.0	447.0	151.0–153.0	152.0	19.5–23.8	21.4	6.0–10.0	8.2
Hemionus	446.0–517.0*	481.5	163.2–189.0	176.0	23.1–27.0	25.0	11.5–13.4	12.5
Equus	468.0–590.0	504.5	170.0–197.8	180.7	24.2–27.4	26.1	11.5–14.8	13.5

Подрод	Длина пястной *Mc*		Длина плюсневой *Mt*		Относит. ширина нижнего эпифиза M_{II}		Относит. ширина нижнего эпифиза M_{Ic}	
	lim	*M*	lim	*M*	lim	*M*	lim	*M*
Allohippus	218.0–273.0	246.2	241.0–318.5	288.4	15.6–18.9	17.4	18.9–23.0	20.4
Vekuahippus subgen. nov.	–	239.0	271.0–292.0	280.3	–	16.4	–	19.2
Asinus	196.0–228.0	212.0	237.0–258.0	251.2	14.3–16.0	15.0	16.6–17.3	17.0
Hemionus	221.6–265.6	243.6	259.0–299.0	279.0	14.6–17.4	16.0	17.6–21.6	19.6
Equus	210.5–257.1	227.2	250.0–307.8	271.0	17.6–20.0	19.0	21.0–23.5	22.3

* Теоретически возможный размер.

Глава 5. ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ И РАССЕЛЕНИЯ ЛОШАДЕЙ ПОДСЕМЕЙСТВА EQUINAE

Плиоценовая история лошадей подсемейства Equinae начинается видом *Equus simplicidens* Cope, 1892, первые находки которого (в Северной Америке, в Калифорнии и Мексике) датированы 4.5–4.2 млн. лет. В Айдахо этот вид известен от 3.7 до 2.6 млн. лет (Lindsay et al., 1984). Некоторые исследователи включали его в род *Equus* как подрод *Plesippus* Mattew, 1924.

Эволюционная радиация лошадей началась около 3.0 млн. лет назад, когда стали появляться и другие виды лошадей. Это были ослоподобные животные мелких и средних размеров, с тонкими конечностями. Для них были характерны верхние зубы с коротким протоконом, а нижние — с *v*-образной складкой между лопастями двойной петли, метаконидом и метастилидом.

Ветвь ослов и полуослов быстро дивергировала. Для настоящих ослов подрода *Asinus* исходным является *E. cumminsii* Cope, 1893, по строению нижних коренных зубов не похожий на зебр, мелких размеров, с тонкими стройными фалангами. Остатки *E. colobatus* Troxell, 1915 известны в отложениях плиоцена — позднего бланко, в плейстоцене и даже начале голоцена. Этот вид относят к подроду *Hemionus*. У него были очень стройные метаподии, достигавшие 300 мм длины. Длина нижнего зубного ряда — 180 мм (Skinner and Hibbard, 1972; Mooser and Dalquest, 1975).

Третья линия характеризовала животных крупных размеров с удлиненными мордами, расширенной каудально носовой бороздой и тонкими конечностями. На верхних коренных зубах у них также был короткий протокон, на нижних — *v*-образная складка между метаконидом и метастилидом. Эта линия рано разделилась на две: подрод *Dolichochippus* с дожившей до наших дней пустынной зеброй Греви и подрод *Hippotigris* с саванной (*E. burchelli*) и горной (*E. zebra*) зебрами, сохранившимися в Африке. В Северной Америке она представлена лошадьми, обитавшими в Айдахо, Аризоне и, возможно, Калифорнии 2 млн. лет назад. Первоначально виды этой линии описаны в Европе и Китае и отнесены к подроду *Allohippus* (Azzaroli, Voorhies, 1993).

Четвертая линия представлена видом *E. idachoensis* Merriam, 1918 больших размеров и тяжелого строения. Строение зубов сближает ее с подродом *Dolichohippus*, и иногда ее даже сводят в синоним к *E. simplicidens* (Kurten, Anderson,1980), но тяжелый череп и массивность туловища с толстыми конечностями говорит о новом направлении, которое продолжает эволюционировать и в плейстоцене (ирвингтоне и ранчолабрее). Продолжением этой линии является крупная лошадь *E. scotty* Gidley, 1900 с длинным узким протоконом на верхних коренных зубах и широкой *и*-образной складкой между метаконидом и метастилидом на нижних коренных зубах, характерными для настоящих лошадей подрода *Equus*. Она существовала от плиоцена (позднего бланко) до позднего плейстоцена (висконсина), причем больше всего остатков этого вида найдено в отложениях раннего плейстоцена (ирвингтона).

Кроме того, в Северной Америке известно еще одно, возможно, тупиковое направление эволюции, указывающее на связь с ранее жившими формами подродов *Pliohippus* и *Dinohippus*. Это очень крупная *E. parastylidens* Mooser, 1959, имевшая *v*-образную складку между метаконидом и метастилидом на нижних коренных зубах. Верхние зубы этого вида не обнаружены. Отличительной чертой этих лошадей являлись хорошо развитые парастилиды на всех нижних коренных зубах, за исключением *M*/3. Парастилиды обычны для некоторых видов *Pliohippus* и *Dinohippus* и иногда отмечаются на молочных зубах лошадей подрода *Allohippus*. В остальном зубы *E. parastylidens* похожи на зубы зебр подрода *Hippotigris*. Американскими зоологами этот вид был выделен в самостоятельный подрод *Parastylidequus* Mooser and Dalquest, 1975, но Куртен и Андерсон (Kurten, Anderson, 1980) отнесли его к подроду *Hippotigris*.

После ревизии видового состава лошадей подсемейства Equinae видно, что все линии развития, начавшиеся в центральных и южных регионах Северной Америки около 3.0 млн. лет назад, продолжились в Евразии. Даже линия парастилидных лошадей представлена *E. hipparionoides* Vekua, 1960 на Кавказе и выделена мной в отдельный подрод *Vekuahippus*. Тождество подродов *Parastylidequus* и *Vekuahippus* может быть доказано после специального исследования.

Таким образом, в Северной Америке описаны 34 вида плиоценовых и плейстоценовых лошадей, которые после ревизии сведены к 15 видам, относящимся к подродам *Asinus, Hemionus, Parastylidequus, Plesippus* и *Equus* (Хиббард и др., 1969). Особенно многочисленными были лошади подрода *Hemionus*. Группа из 4 видов мелких лошадей, распространенных от раннего до позднего плейстоцена на юго-востоке США, на территории Великих равнин до Аризоны, на юг до Мексики, сведена в синоним к виду *E. (Hemionus) tau* Owen, 1869 (Kurten, Anderson, 1980). Еще 3 вида рассматриваются как синонимы *E. (Hemionus) conversidens* Owen, 1869 (Azzaroli, 1982) которые дожили в Северной Америке до 10370+350 лет, 8150+100 лет (Kurten and

Anderson, 1980). Кромс того, известны крупные лошади *E. giganteus* Gidley, 1901; *E. pacificus* Leidy, 1869 (= *E. mexicanus* Hibbard, 1955). *E. crinidens* Cope, 1894 и *E. occidentalis* Leidy, 1865, которые имели короткий и широкий протокон. Аззароли (Azzaroli, 1982) относит их к зебрам подрода *Amerhippus* Hofsttetter, 1950. Лошади *E. complicatus* Leidy, 1858 и *E. fraternus* Leidy, 1860 имели протокон узкий и длинный, как у европейских кабаллоидных лошадей. С ними сближали и мелких *E. niobrarensis* Hay, 1913 с Аляски и *E. lambei* Hay, 1917 с Юкона, имевших короткие толстые метаподии (Eisenmann, 1980, 1981). Существует и другая точка зрения: Харингтон (Harington, 1990) относит *E. lambei* к подроду *Hemionus*.

Со времени создания первой схемы, отражающей филетические связи отдельных ветвей подсемейства Equinae с учетом расселения лошадей по трем континентам, Северной Америки, Евразии и Африки, прошло 10 лет (Кузьмина, 1986). Теперь в эту схему можно внести некоторые уточнения (рис. 73).

Проникновение лошадей из Северной Америки в Азию произошло через Берингийскую сушу в плиоцене, 2.5–3.0 млн. лет назад (Lindsay et al., 1980). В это время перешеек достигал примерно 2000 км с севера на юг и был занят лесами в северной его половине (Синицын, 1962), поэтому предположение Шера (Sher, 1986), что Берингия была позднейкайнозойским центром формообразования видов млекопитающих дискуссионно и не может быть применимо к лошадям.

Путь расселения лошадей в плиоцене в Азии, а затем и в Европе отмечен ископаемыми остатками видов подрода *Allohippus*. Они были найдены в Приморской низменности, в отложениях р. Большой Чукочьей (Шер, 1971), на Алдане у Мамонтовой горы (Вангенгейм, 1960), в Китае (Azzaroli, 1986), в Таджикистане (Шарапов, 1975; Жегалло, 1988), Казахстане (Кожамкулова, 1984), на юге Западной Сибири (Форонова, 1990), в Закавказье (Габуния, Векуа, 1989; Кузьмина, Саблин, 1991), на побережье Азовского моря (Байгушева, 1978), в Прикарпатье (Давид, 1964) и далее в Западной Европе (Musin, 1960; Djuli, 1972; Azzaroli, 1990). Наиболее древней из них была *E. livenzovensis*, обитавшая около 2.5 млн. лет назад. В Западной Европе лошади Стенона отмечены в позднем плиоцене около 2.0 млн. лет назад и жили до конца раннего плейстоцена, приблизительно до 1.0 млн. лет назад (Azzaroli et al., 1988).

Одновременно с лошадьми подрода *Allohippus* распространялись ослы подрода *Asinus* и полуослы подрода *Hemionus*. Ископаемые остатки осла *E. hydruntinus* известны пока только из отложений позднего плейстоцена в Северной Азии (Батыров, Кузьмина, 1991), в Казахстане (Кожамкулова, Костенко, 1984), на Южном Урале, в Поволжье (Алексеева, 1985), на Апшеронском полуострове, в Приазовье, Крыму, Молдавии, по побережью Черного и Средиземного морей. Однако в Палестине, в пещере Ум-Катафа, зубы осла описаны из верхнеашельских слоев стоянки древнего человека (Vaufrey, 1931).

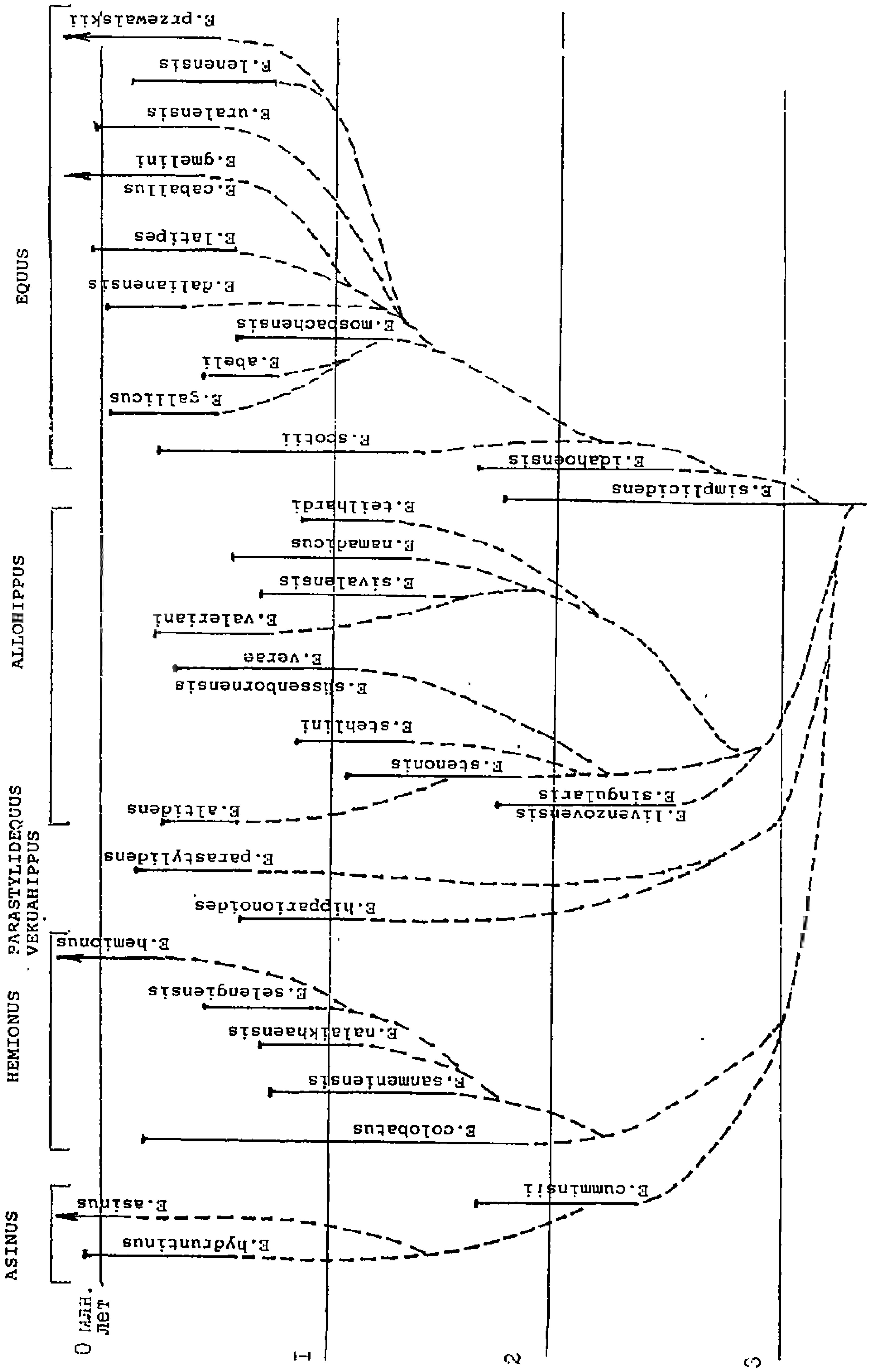


Рис. 73. Филогения лошадей рода *Equus* без африканских и плейстоценовых американских видов.

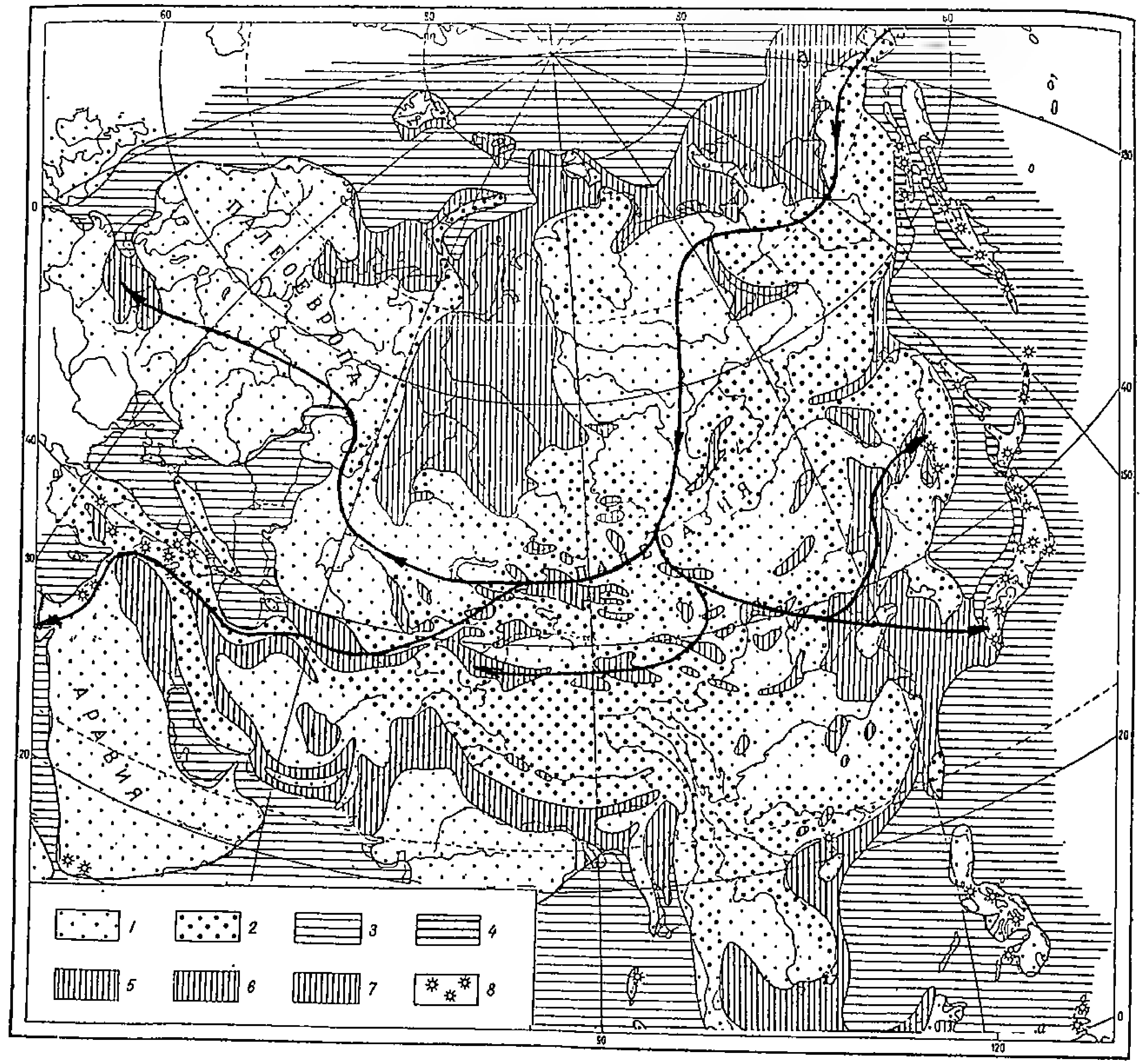


Рис. 74. Расселение лошадей рода *Equus* в плиоцене в Евразии (ландшафты по В. М. Синицыну, 1962).

Лошади подрода *Hemionus* расселились на юге Западной Сибири, в Забайкалье, Монголии, Китае, Центральной и Средней Азии. Их история прослеживается от позднего плиоцена до современности. Изучен ряд переходных форм от *E. sanmeniensis* к *E. nalaikhaensis, E. selengiensis* и *E. hemionus* (Форонова, 1990; Кузнецова, 1996).

Таким образом, переселившиеся из Северной Америки лошади нашли в Азии в плиоцене сухой и теплый климат и обширные пространства сухих степей и полупустынь, к обитанию в которых они были уже хорошо приспособлены. Этим, очевидно, и можно объяснить очень быстрое распространение лошадей по континенту Евразия.

Вселение лошадей подрода *Equus* произошло несколько позже, так как в западной Европе *E. mosbachensis* известна с раннего плейстоцена (Громова, 1965). Расселение настоящих, кабаллоидных лошадей первоначально шло тем же путем (рис. 74).

В Европе описано около 15 видов настоящих лошадей, различающихся величиной, пропорциями костей конечностей и черепа, деталями складчатости зубной эмали — признаками, очень варьирующи-

ми и зависящими от природной обстановки. Единственное направление изменений, выраженное четко для подрода *Equus* на протяжении антропогена, — это измельчание. Оно шло с разной скоростью в Европе и Азии и отразило, по-видимому, нарастание суровости климатической обстановки, проявившейся особенно сильно в конце позднеплейстоценового времени (Величко, 1973).

Крупная мосбахская лощадь *E. mosbachensis* Reichenau, 1903 обитала в Южной, Центральной Европе и в Молдавии в раннем плейстоцене. В Барнаульском Приобье, южнее села Вяткино, в отложениях, датируемых ранним плейстоценом, а также на юге Западной Сибири, в Кузнецкой котловине, найдены остатки крупной лошади, сходной с мосбахской (Рясина, 1962; Форонова, 1990). В раннеплейстоценовое время в Центральной Якутии, в долинах Алдана, Яны, Адычи обитала крупная лошадь *E. nordostensis* Russanov, 1968 (Русанов, 1968; Лазарев, 1980). Этот вид является, по моему мнению, синонимом мосбахской лошади и рассматривается как подвид.

Промежуточное положение между мосбахской и широкопалой лошадьми занимает уссурийская лошадь *E. dalianensis* Zhow, Sun, Xu, Li, 1985, которая, вероятно, давно «сошла» с основного пути расселения лошадей и заняла в Уссурийском крае экологические ниши, связанные с относительно мягким климатом.

E. germanicus Nehring, 1884; *E. taubachensis* Freudenberg, 1966; *E. achencheimensis* Nobis, 1971; *E. abeli* Antonius, 1913 из Западной Европы и *E. latipes* Gromova, 1949 из Восточной Европы, юга Западной Сибири и северо-востока Восточной Сибири были мельче раннеплейстоценовых и крупнее позднеплейстоценовых лошадей. Самые мелкие лошади характерны для позднего плейстоцена. Это — *E. gallicus* Prat, 1968 в Западной Европе и *E. lenensis* Russanov, 1968 на севере Западной и Восточной Сибири.

Промежуточное положение по величине костей занимала уральская лошадь *E. uralensis* Kuzmina, 1975. По пропорциям черепа, очень узкого и длинного, она сильно отличалась от других лошадей подрода *Equus*.

Установлено, что на Южном Урале в позднем плейстоцене обитали 2 вида лошадей — *E. latipes* и *E. uralensis*, однако *E. latipes* встречалась здесь в начале позднего плейстоцена, ранее 35 000 лет назад, в относительно теплом климате совместно с *C. elaphus*. *E. uralensis* жила позже 27 000–12 000 лет назад, в более холодных климатических условиях, в отсутствие *C. elaphus*.

Особое место среди настоящих лошадей занимала *E. przewalskii* Poljakow, 1881. Некоторые зоологи-систематики сближали ее с домашней лошадью *E. caballus* Linnaeus, 1758 и тарпаном *E. gmelini* Antonius, 1912 (Гептнер и др., 1961; Azzaroli, 1982), однако не исключено, что лошадь Пржевальского — это древний, консервативный вид, на протяжении тысяч лет существовавший в Центральной Азии. Удивительная крупнозубость и тонконогость лошади Пржевальского

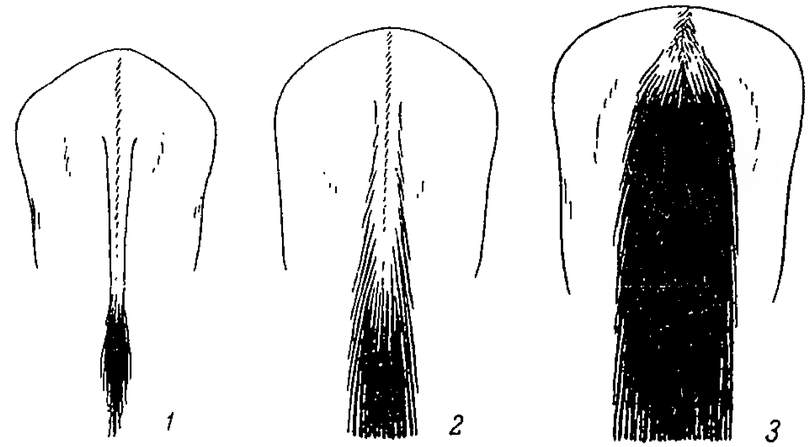


Рис. 75. Типы строения хвоста (по: Верещагин, Лазарев, 1977):
1 — E. asinus, E. hemionus, E. zebra; 2 — E. lenensis, E. przewalskii, 3 — E. caballus.

всегда отмечалась исследователями. Это свидетельствует о древности данного вида. Есть сообщения о, возможно, более широком распространении лошади Пржевальского в плейстоцене: в северо-восточном Китае (Zhow et al., 1985), в Казахстане (Кожамкулова, 1958) и Средней Азии (Батыров, 1995).

На протяжении плейстоцена лошади стали расселяться к северу, и морфологические изменения пошли в направлении приспособления к жизни в лесо-степных и лесных условиях. Они привели к уменьшению складчатости эмали и удлинению протокона на верхних коренных зубах, упрощению рисунка стирания на нижних коренных зубах, увеличению массивности дистальных отделов конечностей и расширению фаланг. Из внешних морфологических признаков удалось только проследить усиление оволосения хвоста, развившееся максимально у *E. caballus* (рис. 75).

Наибольшего расселения к северу достигли *E. uralensis, E. lenensis* и *E. hemiouns* (последний, вероятно, в самом конце позднего плейстоцена). В это время, 18–20 тыс. лет назад, с понижением уровня Мирового океана снова произошло восстановление Берингийского моста (Свиточ, Талденкова, 1993). Это позволило кулану *E. hemionus* проникнуть на Юкон, где он был обнаружен в отложениях времени висконсин (Harington and Clulow, 1973). Дальнейшему расселению кулана препятствовали Лаврентийский и Кордильерский ледники, перекрывавшие весь север американского континента за исключением Аляски, западной территории Юкон и северо-западной территории Канады (Певе, 1986).

Существенным моментом эволюции лошадей явилось их приручение человеком. Общепринятым среди зоологов мнением является то, что одомашнивание осла *Equus asinus* Brisson, 1762 произошло где-то в Египте и Эфиопии, в неолите, 5–6 тысяч лет назад, от дикого нубийского осла *E. africanus* Fitzinger, 1857, однако Н. К. Верещагин склонен считать прародителем современного осла плейстоценового *E. hydruntinus* Regalia, 1907, дожившего в Европе (по северному по-

бережью Черного моря, в Молдавии, Румынии, Венгрии, Чехии и Словакии) до голоцена (Necrasov, Haimovici, 1962; Бибикова, 1975; Давид, 1977).

Вопрос о происхождении домашней лошади пока еще остается открытым. Цалкин (1970, с. 266) писал, что «наши современные представления о месте и времени одомашнивания лошади не выходят за пределы догадок». Наиболее вероятным местом он считал юго-восточную Европу, однако самые древние остатки домашней лошади в Восточной Европе немногочисленны. Они известны из поселения Флорешты в северо-восточной Молдавии, на Украине и в Самарской области и датируются V–III тыс. до н. э. Многочисленные остатки древней домашней лошади северного Казахстана (поселение Ботай) относятся к III тыс. до н. э. (рис. 76). Как уже говорилось, это были крупные животные, достигавшие в холке 130–145 см. Для них характерно увеличение ширины, высоты, а, значит, и объема мозговой части черепа, удлинение лицевой части черепа и диастемы, укорочение длины зубного ряда, протокона на верхних и задней долинки на нижних коренных зубах, что свойственно домашним лошадям.

Дальнейшее распространение домашних лошадей происходило на территории Средней Азии, в особенности южной Туркмении, где они известны уже в III–II тыс. до н. э. (Витт, 1952; Цалкин, 1970б). Появление боевых колесниц, куда запрягались боевые кони, относится также ко второй половине III тыс. до н. э.; зарождение конницы произошло позже, на рубеже II и I тыс. до н. э. Во всяком случае, на Алтае, при раскопках знаменитых Пазырыкских курганов, датированных VI–V в. до н. э. (около 2500 лет назад) уже существовали кони для верховой езды, более высокие и тонконогие, высотой в холке 148–150 см. Основная же масса алтайских лошадей была более грубого, тяжелого сложения. Голова их была больше, пясть и плюсна короче, копыта более широкие. Рост не превышал 130 см в холке (Витт, 1952). Бросается в глаза яркая рыжая масть всех оттенков громадного большинства этих лошадей. Дальнейшее их распространение шло как на запад через Персию, Грецию, страны Западной Европы и Египет, так и на восток — в Китай и Индию.

На юг Восточной Сибири, в Якутию, домашние лошади попали в XIII веке с расселением тюркских племен, так что мнение П. А. Лазарева (1980) о том, что Якутия — центр одомашнивания лошадей, не может быть поддержано, с чем соглашалась и Ермолова (1983).

Внешними признаками доместикации лошадей являются пониклая грива, хвост, у которого длинные волосы растут от корня, и пятнистость в окраске. Домашние ослы бывают белого, коричневого, черного цвета, но чаще серого, всех оттенков. У домашних лошадей гнедая и серая в яблоках масть стали предпочтительной в Элладе и Риме ближе к началу новой эры. У годовалого жеребенка тарпана, пойманного С. Г. Гмелиным в 100 км от Воронежа, на шее заметна белая полоса, похожая на ошейник. Тарпаны, на которых охотился С. Г. Гме-

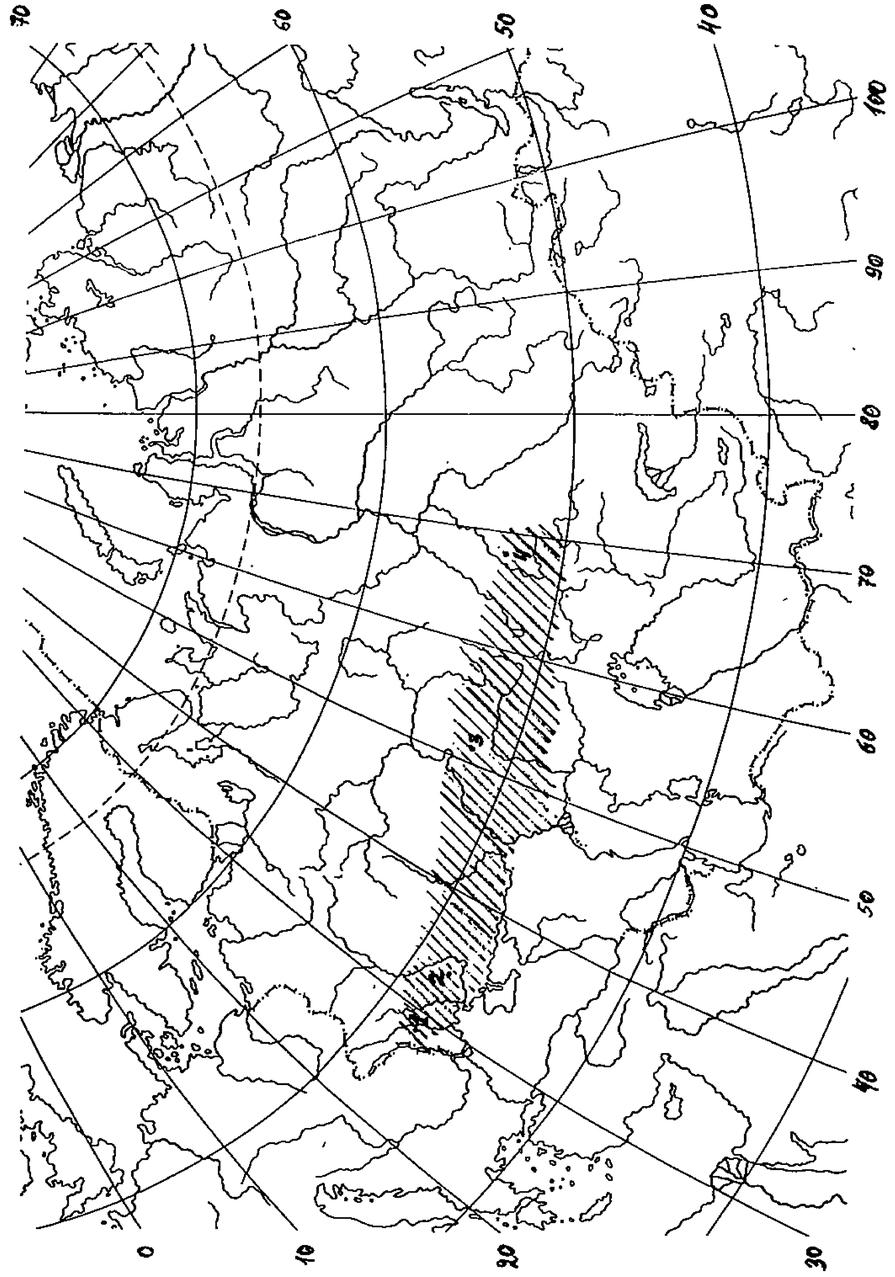


Рис. 76. Распространение домашних лошадей в V—III тыс. до н. э.:
1 — Флорешты, V—IV тыс. до н. э.; *2* — Деревка, вторая половина IV тыс. до н. э.; *3* — Внноватовская стоянка, V–III тыс до н. э.; *4* — поселение Ботай, III тыс. до н. э.

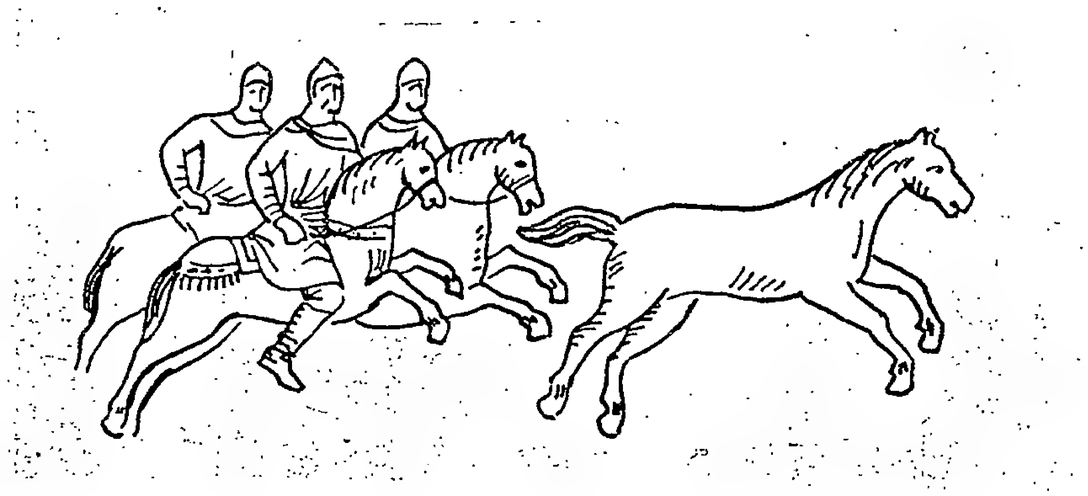


Рис. 77. Охота на тарпана (фреска XI века).

лин, были похожи цветом на мышей; упоминает он о белых и пепелистых тарпанах (Гмелин, 1771, с. 69). Кроме того, у них была пониклая грива и хвост с длинными волосами, растущими от корня, правда, короче, чем у современных домашних лошадей, что отчетливо видно на фреске Софийского собора в Киеве XI века (рис. 77). Таким образом, по окраске и спадающей гриве тарпаны больше похожи на одичавших домашних лошадей, подобных мустангам в Северной Америке.

Существует общепринятая точка зрения, что домашние лошади произошли от тарпана, однако тарпан был очень мелкой лошадью, высотой в холке 106–120 см. Относительная длина протокона у тарпана — самая маленькая среди настоящих лошадей и значительно меньше, чем у древней лошади из Ботая. При одомашнивании происходит резкое измельчание животных, поэтому от мелкого тарпана никак не могли произойти крупные домашние лошади.

Цалкин (1956) и Бибикова (1967) высказывали предположение, что предков домашней лошади можно искать среди среднеплейстоценовых лошадей Поволжья, т. е. широкопалой лошади, Она дожила в Прикарпатье и центре Русской равнины до голоцена. Обнаружение крупных домашних лошадей в Ботае может служить подтверждением этой забытой гипотезы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У лошадей рода *Equus* Linnaeus, 1758, обитавших в Северной Америке в плиоцене, наметились морфологические изменения, послужившие основой для разделения видов на подроды. Ослы и полуослы, зебры и аллогиппусные лошади, парастилидные и настоящие лошади проникли через Берингию из Северной Америки в Азию, затем в Европу и Африку около 3 млн лет назад. Оставшиеся в Северной Америке лошади принадлежали преимущественно роду *Hemionus* Stehlin et Graziosi, 1935 и дожили там до начала голоцена. Менее многочисленными были лошади подродов *Parastylidequus* Mooser and Dalquest, 1975, *Plesippus* Matthew, 1924 и *Equus* Linnaeus, 1758. С исчезновением Берингии около 1.2 млн лет назад развитие лошадей в Америке и Евразии пошло параллельно. Таким образом, впервые составленная схема филетических связей в подсемействе Equinae с учетом расселения лошадей из Северной Америки на другие континенты подтверждает монофилетическое развитие рода *Equus*.

Вселившиеся из Северной Америки лошади нашли в плиоцене Азии сухой и теплый климат и обширные пространства сухих степей и полупустынь, к обитанию в которых они были уже хорошо приспособлены, что объясняет их очень быстрое расселение в Евразии.

В плейстоцене неоднократно наступавшие периоды похолодания привели к вымиранию большинства видов аллогиппусных лошадей и постепенному измельчанию видов в подродах *Equus, Hemionus* и *Asinus* Frisch, 1775. При этом высота коронки зубов не уменьшилась и оставалась по-прежнему большой. У лошадей подрода *Equus* на протяжении плейстоцена наблюдалось увеличение числа видов и расселение их к северу Евразии. Морфологические изменения пошли в направлении приспособления к жизни в лесо-степных и лесных условиях. Они заключались в уменьшении складчатости эмали и удлинении протокона на верхних коренных зубах, упрощению рисунка стирания на нижних коренных зубах, увеличению массивности дистальных отделов конечностей и расширению фаланг, что было приспособлением к передвижению по более мягкому грунту. Из внешних морфологических признаков удалось проследить только усиление оволосения хвоста, развившееся максимально у *E. caballus* L., 1758,

что оказалось наиболее приспособительным при голоценовом потеплении и увлажнении климата, способствовавшим, по-видимому, усилению размножения жалящих насекомых. Таким образом, ведущим фактором эволюции антропогеновых лошадей был климатический, в особенности влажность воздуха, глубина снежного покрова и температура, что особенно ярко проявилось в изменении пропорций у широкопалой и уральской лошадей, кулана, плейстоценового осла и лошади Пржевальского.

Измельчание животных при одомашнивании заставляет усомниться в том, что предком домашней лошади был миниатюрный тарпан. Если древние домашние лошади были такими крупными, как в Северном Казахстане пять тысячелетий назад, то их предки должны были быть еще крупнее. Это и заставляет предположить, что предком домашеń лошади был не мелкий тарпан *E. gmelini* Antonius, 1912, а крупная широкопалая лошадь *E. latipes* Gromova, 1949, дожившая в Молдавии и на Русской равнине до середины голоцена.

Изучение палеонтологических материалов по 23 видам, полученным за последние 50 лет, позволило решить также ряд проблем, связанных с морфологией и систематикой лошадей. Ревизия видового состава подсемейства Equinae привела к выделению нового подрода лошадей *Vekuahippus* subgen nov., описаны новые для нашей страны виды *E. uralensis* Kuzmina, 1975 и *E. dalianensis* Zhow, Sun, Hu, Li, 1985. Кроме того, *E. sanmeniensis* Telhard et Piveteau, 1930 переведен из подрода *Allohippus* Kretzoi, 1938 в подрод *Hemionus*, часть видов сведена в синонимы, часть перевéдена в ранг подвида. Впервые система подсемейства Equinae доведена до подвида. Составлены морфологические характеристики подродов и видов, что должно способствовать облегчению определения ископаемого материала.

Установлено, что половой диморфизм лошадей проявляется не только в наружных половых признаках, но в размерах большинства трубчатых костей конечностей, что необходимо учитывать при использовании ископаемых остатков лошадей в стратиграфических целях.

Перспективы дальнейших исследований

Изучение ископаемых остатков лошадей будет продолжаться с поступлением новых материалов. Ряд вопросов эволюции, систематики и филогении остается спорным. Для их решения желательно провести специальное исследование для установления идентичности подродов лошадей Северной Америки и Евразии, в частности, провести сравнительно-морфологические исследования *E. hipparionoides* Vekua, 1960 (Кавказ) и *E. parastylidens* Mooser, 1959 (Северная Америка) и установить степень их родства на уровне подродов.

Следует обратить особое внимние на морфологические особенности и распространение мелких позднеплейстоценовых лошадей, таких как *E. gallicus* Prat, 1968 в Западной Европе и *E. lenensis* Russanov, 1968 в Азии; выяснить, являются ли они викарирующими видами или одним видом с широким ареалом; попытаться изучить все ископаемые остатки лошадей, близких к *E. przewalskii* Poljakov, 1881 из Казахстана, Средней Азии и Китая.

При исследвоании голоценовых лошадей необходимо получить как можно больше остеологических данных для характеристики подвидов кулана; попытаться определить изменения границ распространения мелких лошадей типа тарпана во времени, чтобы решить вопрос о его систематическом положении: либо тарпан окажется ближе к *E. lenensis*, либо это — все-таки одичавшая *E. caballus*.

ЛИТЕРАТУРА

Авакян Л. А. Остатки Equus stenonis из четвертичных отложений Армении // Научные труды Ереванского гос. ун-та, 1952. № 37. С. 109–117.

Алексеева Л. И. Древнейшая фауна млекопитающих антропогена юга Европейской части СССР // Вопросы геологии антропогена. — М., 1961. С. 31–40.

Алексеева Л. И. Новые местонахождения эоплейстоценовой фауны млекопитающих на территорий Харьковской области (села Большая Камышеваха и Петровское) // Бюл. Комис. по изуч. четв. периода, 1966. № 31. С. 122–127.

Алексеева Л. И. Влияние похолодания на формирование раннеантропогеновых комплексов млекопитающих территории Северного Причерноморья // Место и значение ископаемых млекопитающих Молдавии в кайнозое СССР. — Кишинев, 1967. С. 46–56.

Алексеева Л. И. Теритофауна раннего антропогена Восточной Европы // Тр. Геол. ин-та АН СССР, 1977. Вып. 300. 214 с.

Алексеева Л. И. Equus hydruntinus — один из основных компонентов охотничьей деятельности человека верхнего плейстоцена // Краткие сообщения Ин-та археологии АН СССР, 1985. Т. 181. С. 20–24.

Алексеева Л. И. Млекопитающие плейстоцена юго-востока Западной Сибири. — М., 1980. 186 с.

Бажанов В. С., Костенко Н. Н. Атлас руководящих форм млекопитающих антропогена Казахстана. — Алма-Ата. 1962. 111 с.

Байгушева В. С. Ископаемая териофауна Ливенцовского карьера (северо-восточное Приазовье) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1971. Т. 49. С. 5–29.

Байгушева В. С. Крупная лошадь хапровского комплекса из аллювия северо-восточного Приазовья // Изв. Северо-Кавказского научного центра высшей школы. Естеств. науки. 1970. № 1. С. 98–102.

Байгушева В. С. Результаты изучения филогении некоторых древнейших однопалых лошадей // Тр. 33 сессии Всесоюзн. палеонт. о-ва. — Л., 1989. С. 128–137.

Банников А. Г. Млекопитающие Монгольской Народной Республики // Тр. Монг. комис. АН СССР. — М., 1954. Вып. 53. 669 с.

Банников А. Г. Кулан. — М., 1981. 121 с.

Банников А. Г., Лобанов Н. В. Лошадь Пржевальского: тревоги и надежды // Природа, 1980. № 3. С. 100–105.

Барышников Г. Ф. Крупные млекопитающие ашельской стоянки в пещере Треугольная на Северном Кавказе // Тр. Зоол. ин-та РАН, 1993. Т. 249. С. 3–47.

Батыров Б. Х. История формирования териофауны Средней Азии в антропогене: Автореф. докт. дис. — Ташкент, 1995. 51 с.

Батыров Б. Х., Кузьмина И. Е. Плейстоценовый осел Equus hydruntinus Regalia в Евразии // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1991. Т. 238. С. 121–138.

Белан Н. Г. Позднеплейстоценовая широкопалая лошадь бассейна Десны // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1985. Т. 131. С. 50–63.

Белан Н. Г. Широкопалая лошадь в позднем плейстоцене на Украине // Вестн. зоологии, 1986. № 1. С. 36–41.

Бибикова В. И. О некоторых биологических особенностях первобытного зубра // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., 1950. Т. 55. Вып. 5. С. 35–48.

Бибикова В. И. Из истории голоценовой фауны позвоночных в Восточной Европе // Природная обстановка и фауны прошлого. — Киев, 1963, Вып. 1. С. 119–146.

Бибикова В. И. К изучению древнейших домашних лошадей Восточной Европы // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., 1967. Т. 72. Вып. 3. С. 106–118.

Бибикова В. И. К изучению древнейших домашних лошадей Восточной Европы. Сообщение 2 // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., 1970. Т. 75. Вып. 5. С. 118–126.

Бибикова В. И. Остатки субфоссильного тарпана на Украине // Тр. Моск. о-ва испыт. прир., 1972. Т. 48. С. 97–114.

Бибикова В. И. О смене некоторых компонентов фауны копытных на Украине в голоцене // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., 1975. Т. 53. Вып. 6. С. 67–72.

Бибикова В. И., Белан Н. Г. Раннеголоценовый тарпан на территории северо-западного Причерноморья // Вестник зоологии, 1981, № 3, С. 21–26.

Бибикова В. И., Верещагин Н. К., Гарутт В. Е., Юрьев К. Б. Новые материалы по четвертичной фауне Забайкалья (Ошурково, Тологой) // Матер. и исслед. по археол. СССР, 1953. № 39. С. 463–475.

Браунер А. А. Сельскохозяйственная зоология. — Одесса, 1923, С. 91–98.

Вангенгейм Э. А. О фауне млекопитающих из четвертичных отложений района нижнего течения Алдана // Изв. АН СССР, сер. географ., 1957. № 3. С. 72–74.

Вангенгейм Э. А. Equus stenonis Cocchi в долине нижнего течения Алдана // Бюл. Комис. по изуч. четв. периода, 1960а. Вып. 25. С. 100–101.

Вангенгейм Э. А. Фауна четвертичных млекопитающих юго-востока и востока Сибирской платформы // Тр. Геол. ин-та АН СССР, 1960б, Вып. 26. С. 96–115.

Вангенгейм Э. А. Палеонтологическое обоснование стартиграфии антропогеновых отложений севера Восточной Сибири // Тр. Геол. ин-та АН СССР, 1961, Вып. 48. 182 с.

Вангенгейм Э. А. Фауна четвертичных млекопитающих о. Большого Ляховского // Тр. Арктич. и Антарктич. НИИ, 1963. Т. 224. С. 73–87.

Вангенгейм Э. А. Семейство Equidae Gray, 1821 // Тр. Геол. ин-та АН СССР, 1966. Т. 152. С. 59–97.

Вангенгейм Э. А. Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогена Северной Азии (по млекопитающим). — М., 1977. 170 с.

Вангенгейм Э. А., Жегалло В. И. Лошади из местонахождения Куруксай и Лахути // Граница неогена и четвертичной системы. — М., 1988. С. 252–253.

Вангенгейм Э. А., Сотникова М. В., Алексеева Л. И., Вислобокова И. А., Жегалло В. И., Зажигин В. С., Шевырева Н. С. Биостратиграфия позднего плиоцена — раннего плейстоцена Таджикистана (по фауне млекопитающих). — М., 1988. 128 с.

Векуа А. К. О фауне нижнечетвертичных млекопитающих из Ахалкалаки (Южная Грузия) // Докл. АН СССР, 1959. Т. 127. № 2. С. 408–410.

Векуа А. К. Своеобразная ископаемая лошадь из плейстоцена Ахалкалаки (юг Грузии) // Докл. АН СССР, 1960. Т. 132. Вып. 6. С. 1417–1420.

Векуа А. К. Ахалкалакская нижнеплейстоценовая фауна млекопитающих. — Тбилиси, 1962. 207 с.

Величко А. А. Природный процесс в плейстоцене. — М., 1973. 256 с.

Верещагин Н. К. Остатки млекопитающих на нижнечетвертичных отложений Таманского полуострова // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1957. Т. 22. С. 19–74.

Верещагин Н. К. Млекопитающие Кавказа. — М.–Л., 1959. 703 с.

Верещагин Н. К. Сравнительная краниологическая характеристика диких кошек СССР // Зоол. журн., 1967. Т. 46. Вып. 4. С. 587–599.

Верещагин Н. К. Краниологическая характеристика современных и ископаемых медведей // Зоол. журн., 1973. Т. 52. Вып. 6. С. 920–930.

Верещагин Н. К. Записки палеонтолога. — Л., 1981. 165 с.

Верещагин Н. К., Барышников Г. Ф. Млекопитающие предгорного Северного Крыма в эпоху палеолита // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1980. Т. 3. С. 26–49.

Верещагин Н. К., Иваньев Л. Н., Кузнецов М. Ф. К истории фауны млекопитающих и стратиграфии кайнозойских отложений западного Забайкалья // Тр. Бурят. комис. НИИ СО АН СССР, 1960. № 2. С. 51–66.

Верещагин Н. К., Киселев С. В., Кузьмина И. Е., Маркова А. К., Назаров В. Н. Развитие животного населения на территории СССР в позднем плейстоцене: Тез. докл. — М., 1982. С. 74–75.

Верещагин Н. К., Кузьмина И. Е. Остатки млекопитающих из палеолитических стоянок на Дону и верхней Десне // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1977. Т. 72. С. 77–110.

Верещагин Н. К., Кузьмина И. Е. Экология млекопитающих верхнего Дона в эпоху позднего палеолита // Верхний плейстоцен и развитие палеолитической культуры в центре Русской равнины. — Воронеж, 1979. С. 15–16.

Верещагин Н. К., Кузьмина И. Е. Фауна млекопитающих // Палеолит Костёнковско-Борщевского района на Дону. 1879–1979. — Л., 1982. С. 223–232.

Верещагин Н. К., Лазарев П. А. Описание частей трупа и скелетных остатков селериканской лошади // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1977. Т. 63. С. 85–185.

Верещагин Н. К., Оводов Н. Д. История фауны Приморья // Природа, 1968. № 9. С. 42–49.

Витт В. О. Лошади Пазырыкских курганов // Сов. археология, 1952. № 14. С. 165–205.

Габуния Л. К. К истории гиппарионов (по материалам из неогена СССР). — М., 1959. 570 с.

Габуния Л. К. Об остатках млекопитающих из среднего плиоцена Северного Кавказа (Косякино) // Палеонтол. журн., 1961. № 1. С. 163–165.

Габуния Л. К., Векуа А. К. Антропогеновые лошади Грузии. — Тбилиси, 1989. 140 с.

Габуния Л. К., Векуа А. К., Бугианишвили Т. В. Среда обитания древнейших ископаемых людей Кавказа // Изв. АН Гр. ССР, сер. биол., 1988. Т. 14. № 5. С. 345.

Гаджиев В. Г. Бинагадинский ископаемый осел Equus cf. hydruntinus Reg. // Тр. Естеств.-истор. музея АН Азерб. ССР, 1953. Вып. 6. С. 5–156.

Галкина Л. И. Формирование фауны антропогеновых грызунов (Rodentia) юго-востока западной Сибири // Тр. Биол. ин-та СО АН СССР, 1977. Вып. 31. С. 141–156.

Гамбарян П. П. Бег млекопитающих. Приспособительные особенности органов движения. — Л., 1972. 334 с.

Гептнер В. Г. Заметки о тарпанах // Зоол. журн., 1955. Т. 34. Вып. 6. С. 1404–1423.

Гептнер В. Г., Насимович А. А., Банников А. Г. Млекопитающие Советского Союза. Т. 1. Парнокопытные и непарнокопытные. — М., 1961. 758 с.

Гитерман Р. Е. Спорово-пыльцевой спектр четвертичных отложений юга и востока Сибирской платформы // Тр. Геол. ин-та АН СССР, 1960. Вып. 31. С. 173–178.

Гмелин С. Г. Путешествие по России для исследования трех царств естества. — СПб., 1771. Ч. 1. 273 с.

Громов В. И., Краснов И. И., Никифорова К. В., Шанцер Е. В. Схема подразделений антропогена // Бюл. Комис. по изуч. четв. периода, 1969. № 36. С. 41–55.

Громова В. И., Громов В. И. Материалы к изучению палеолитической фауны Крыма в связи с некоторыми вопросами четвертичной стратиграфии // Тр. сов. секции Междунар. ассоц. по изуч. четверт. периода, 1937. Вып. 1. С. 52–96.

Громова В. И. О новой ископаемой лошади из Средней Азии // Докл. АН СССР, 1946. Т. 54. № 4. С. 349–352.

Громова В. И. История лошадей (рода Equus) в Старом Свете // Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, 1949. Т. 17. Ч. 1. 373 с.; Ч. 2. 161 с.

Громова В. И. Гиппарионы (род Hipparion) // Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, 1952. Т. 36. 475 с.

Громова В. И. О скелете тарпана и других современных диких лошадей. Ч. 1 // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., 1959. Т. 64. Вып. 4. С. 99–124.

Громова В. И. О скелете тарпана и других современных диких лошадей. Ч. 2 // Тр. Моск. о-ва испыт. природы, 1963. Т. 10. С. 10–61.

Громова В. И. Краткий обзор четвертичных млекопитающих Европы. — М., 1965. 144 с.

Громова В. И., Дуброво И. А. Семейство Equidae Gray, 1821 // Плейстоцен Тирасполя. — Кишинев, 1971. С. 108–112.

Грум-Гржимайло Г. Е. Описание путешествия в западный Китай. — СПб., 1896. Т. 1. Гл. IX. С. 203–211.

Давид А. И. Ископаемые лошади антропогена Молдавии // Изв. АН Молд., сер. биол. и хим. наук, 1964. № 7. С. 38–51.

Давид А. И. Млекопитающие раннего антропогена Молдавии // Изв. АН Молд. ССР, сер. биол. и хим. наук, 1969. № 2. С. 18–44.

Давид А. И. Сопоставление терифауны раннего антропогена Молдавии с соответствующими фаунами Евразии // Фаунистические комплексы и флора кайнозоя Причерноморья. — Кишинев, 1977. С. 3–23.

Давид А. И. Новые данные о распространении ископаемого европейского осла в Восточной Европе // Изв. Акад. наук МССР, сер. биол. и хим. наук, 1977. № 4. С. 89–91.

Давид А. И. Териофауна плейстоцена Молдавии. — Кишинев, 1980. 186 с.

Давид А. И. Малаештское местонахождение раннеантропогеновой фауны // Изв. АН Молд. ССР, сер. биол. и хим. наук. Палеонтология, 1980а. № 3. С. 55–60.

Давид А. И. Формирование териофауны Молдавии в антропогене. — Кишинев, 1982. 151 с.

Давид А. И., Татаринов К. А., Свистун В. И. Хищные, хоботные и копытные раннего плейстоцена юго-запада СССР. — Кишинев, 1990. 130 с.

Давид А. И., Шушпанов К. И. Остатки млекопитающих из неогеновых отложений Молдавии // Позвоночные неогена и плейстоцена Молдавии. — Кишинев, 1972. С. 3–18.

Дуброво И. А., Капелист К. В. Каталог местонахождений третичных позвоночных УССР. — М., 1979. 159 с.

Егорова Т. В. Карпологический анализ растительных остатков пищи селеркан-ской лошади // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1977. Т. 63.С. 218–221.

Ермолова Н. М. Териофауна долины Ангары в позднем антропогене. — Новосибирск, 1978. 220 с.

Ермолова Н. М. К вопросу о сибирском «центре» одомашнивания лошади // Изыскания по мезолиту и неолиту СССР, — Л., 1983. С. 188–191.

Жегалло В. И. Гиппарионы Центральной Азии // Тр. Совместной Советско-Монгольской палеонт. экспедиции. — М., 1978. Вып. 7. 152 с.

Жегалло В. И. Семейство Equidae // Биостратиграфия позднего плиоцена — раннего плейстоцена Таджикистана (по фауне млекопитающих). — М., 1988. С. 52–65.

Жирнов Л. В. Возвращенные к жизни. — М., 1982. 223 с.

Зайберт В. Ф. Энеолит Урало-Иртышского междуречья. — Петропавловск, 1993. 244 с.

Зубаков В. А. Глобальные климатические события плейстоцена. — Л., 1986. 287 с.

Калмыков Н. П. К истории санмэньской лошади в Забайкалье // Геология и геофизика, 1984. № 11. С. 111–114.

Калмыков Н. П. Значение эквид для биостратигарфии эоплейстоцена Прибайкалья и Западного Забайкалья // Тр. Ин-та геологии и период, 1986. Вып. 647. С. 77–82.

Каталог млекопитающих СССР. — Л., 1981. 455 с.

Климов В. В. Лошадь Пржевальского вчера и сегодня // Коневодство и конный спорт, 1982. № 10. С. 34–36.

Климов В. В. Эколого-морфологические особенности и разведение лошади Пржевальского: Автореф. канд. дис. — М., 1985. 32 с.

Климов В. В. Лошадь Пржевальского. — М., 1990. 254 с.

Климов В. В., Орлов В. Н. Современное состояние и проблемы сохранения лошади Пржевальского (Equus przewalskii) // Зоол. журн., 1982. Т. 61. Вып. 12. 1862–1869.

Кожамкулова Б. С. Нахождение ископаемых костей лошади Пржевальского // Материалы по истории фауны и флоры Казахстана. — Алма-Ата, 1958. Т. 2. С. 34–38.

Кожамкулова Б. С. Антропогеновая ископаемая териофауна Казахстана. — Алма-Ата, 1969. С. 38–41.

Кожамкулова Б. С. Зоогеографический анализ состава и распределения антропогеновой фауны Казахстана в пространстве и времени // Мезокайнозойская фауна и флора Северо-Западного Казахстана. — Алма-Ата, 1977. Т. 7. С. 89–105.

Кожамкулова Б. С. Прошлый ареал кулана // Вестник АН Каз. ССР. 1978. № 7. С. 60–63.

Кожамкулова Б. С. Позднекайнозойские копытные Казахстана. — Алма-Ата, 1981. 144 с.

Кожамкулова Б. С., Костенко Н. Н. Вымершие животные Казахстана (Палеогеография позднего кайнозоя). — Алма-Ата, 1984. 102 с.

Кожамкулова Б. С., Коченов В. Г. Первая находка остатков лошади Equus (Allohippus) ex gr. sanmeniensis в Казахстане (хр. Каратау) // Вестник АН Каз. ССР, 1986. № 12. С. 70–72.

Кожамкулова Б. С., Савинов П. Ф. Новые элементы илийской фауны Казахстана // Антропоген Евразии. — М., 1984. С. 176–180.

Корнеев А. П. История промысла диких зверей на Украине. — Киев, 1953. 37 с.

Короткевич О. Л. Нові знахідки позньопліоценових ссавців на Украини // Доп. АН УРСР, 1966. П. 4. С. 529–532.

Коченов В. Г., Кожамкулова Б. С. Новая позднеплиоценовая лошадь из Арктогоя (Илийская впадина, р. Чарын) // Матер. по истории фауны и флоры Казахстана, 1988. Т. 10. С. 99–120.

Кузнецова Т. В. Эоплейстоценовые лошади Азии: Автореф. канд. дис. — М., 1996. 23 с.

Кузьмина И. Е. Формирование териофауны Северного Урала в позднем антропогене // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1971. Т. 49. С. 44–122.

Кузьмина И. Е. Некоторые данные о млекопитающих Среднего Урала в позднем плейстоцене // Бюл. Комис. по изуч. четверт. периода, 1975. Т. 43. С. 63–77.

Кузьмина И. Е. О происхождении и истории териофауны Сибирской Арктики // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1977. Т. 63. С. 18–55.

Кузьмина И. Е. Позднеплейстоценовая широкопалая лошадь Верхнего Дона: Тез. докл. II съезда Всесоюзн. териол. о-ва. — М., 1978. С. 9–10.

Кузьмина И. Е. Сравнение видового состава позднеплейстоценовых млекопитающих западных и восточных склонов Среднего Урала // Млекопитающие Уральских гор. — Свердловск, 1979. С. 33–35.

Кузьмина И. Е. Позднеплейстоценовая широкопалая лошадь Верхнего Дона // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1980. Т. 93. С. 91–118.

Кузьмина И. Е. Подсемейство Equinae. Каталог млекопитающих СССР, плиоцен — современность. — Л., 1981. С. 327–336.

Кузьмина И. Е. Видовой состав и относительная численность млекопитающих Среднего Урала в позднем плейстоцене // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1982. Т. 111. С. 44–48.

Кузьмина И. Е. Определение пола у млекопитающих по ископаемым костным остаткам // 3 съезд Всесоюзн териол. о-ва: Тез. докл. — М., 1982. Т. 1. С. 43–44.

Кузьмина И. Е., Сериков Ю. Б. Новые находки остатков голоценовых млекопитающих в Среднем Зауралье. Экология горных млекопитающих. — Свердловск, 1982. С. 60–61.

Кузьмина И. Е. Уральская позднеплейстоценовая лошадь // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1985. Т. 131. С. 64–88.

Кузьмина И. Е. Основные направления эволюции и расселения антропогеновых лошадей Евразии // 4 съезд Всесозюн. териол. о-ва: тез. докл. — М., 1986. Т. 1. С. 20–21.

Кузьмина И. Е. Основные направления эволюции и расселения лошадей подсемейства Equinae // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1986а. Т. 149. С. 53–61.

Кузьмина И. Е., Каспаров А. К. Остатки животных из неолитических стоянок Копанище и Черкасская в Воронежской области // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1987. Т. 168. С. 87–99.

Кузьмина И. Е. Млекопитающие Северного Прикаспия в голоцене // Археол. культуры Северного Прикаспия. — Куйбышев, 1988. С. 173–188.

Кузьмина И. Е. Сравнительная морфо-экологическая характеристика плейстоценовых лошадей Северной Евразии // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1989а. Т. 198. С. 83–102.

Кузьмина И. Е. Динамика состава териофауны Восточно-Европейской равнины в поднем плейстоцене и начале голоцена // Совмест. сов.-амер. семинар археологов. — Л.. 1989б. С. 37–40.

Кузьмина И. Е. Морфологическая характеристика и распространение лошадей Северной Евразии в антропогене // 1 Всесоюзн. палеотериол. совещ.: Тез. докл. — Киев, 1989в. С. 37–38.

Кузьмина И. Е. О систематическом положении позднеплейстоценовой дальневосточной лошади // 5 съезд Всесоюзн. териол. о-ва: Тез. докл., М., 1990. Т. 1. С. 18–19.

Кузьмина И. Е. Позднеплейстоценовая лошадь Уссурийского края // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1990а. Т. 212. С. 49–58.

Кузьмина И. Е., Саблин М. В. О новой находке ископаемых остатков Equus stenonis Cocchi в Закавказье // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1991. Т. 238. С. 61–67.

Лазарев П. А. Антропогеновые лошади Якутии. — М., 1980. 190 с.

Лазарев П. А., Томская А. И. Млекопитающие и биостратиграфия позднего кайнозоя северной Якутии. — Якутск, 1987. 170 с.

Лазуков Г. И. Природные условия эпохи верхнего палеолита в Костенковско-Борщевском районе // Сов. археол., 1957. № 3. С. 84–104.

Лысенко Н. И. О находке остатков Equus süssenborensis Wüst из террасовых отложений горного Крыма // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. геол., 1960. Т. 65. Вып. 2. С. 123–124.

Миддендорф А. Ф. Путешествие на север и восток Сибири. Ч. 2. Отд. V. Сибирская фауна. — СПб., 1869. 310 с.

Никифорова К. В., Иванова И. К., Кинд Н. В. Актуальные проблемы хроностратиграфии четвертичной системы // Новые данные по геохронологии четвертичного периода. — М., 1987. С. 15–23.

Оводов Н. Д. Позднеантропогеновая фауна млекопитающих (Mammalia) юга Уссурийского края // Тр. Биол. ин-та СО АН СССР, 1977. Вып. 31. С. 157–177.

Орлов В. Н .Возрастная изменчивость черепа кулана // Зоол. журн., 1961. Т. 40. Вып. 4. С. 592–601.

Орлов В. Н. Географическая изменчивость черепа кулана Equus hemionus Pall. и связь возрастных и географических изменений черепа млекопитающих // Сб. трудов Зоол. музея МГУ, 1968. Т. 10. С. 37–52.

Паавер К. Л. Формирование териофауны и изменчивость млекопитающих Прибалтики в голоцене. — Тарту, 1965. 494 с.

Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет. Атлас-монография. — М., 1982. 155 с. + 14 карт.

Палеолит Костенковско-Борщевского района на Дону. 1879–1979. — Л., 1982. 279 с.

Певе Т. Л. Перигляциальная область Северной Америки // Природные условия США в позднечетвертичное время. Поздний плейстоцен. — Л., 1986. С. 125–146.

Певзнер М. А., Вангенгейм Э. А. Соотношение континентальной шкалы плиоцена Западной Европы со стратиграфическими шкалами Средиземноморья и Восточного Паратетиса // Изв. АН ССР, сер. геол., 1986. № 3. С. 3–17.

Петренко А. Г. Древнее и средневековое животноводство Среднего Поволжья и Предуралья. — М., 1984. 174 с.

Петров О. М. Геологическая история Берингова пролива в позднем кайнозое // Берингия в кайнозое. — Владивосток, 1976. С. 20–32.

Пидопличко И. Г. История четвертичной фауны Европейской части СССР // О ледниковом периоде. — Киев, 1954. Вып. 3. 218 с.

Пидопличко И. Г., Топачевский В. А. Значение остатков млекопитающих для палеонтологического обоснования стратиграфии неогена и антропогена // Тр. Комис. по изуч. четверт. периода, 1962. Т. 20. С. 98–107.

Поляков И. С. Лошадь Пржевальского (Equus Przevalskii n. sp.) // Изв. Рус. географ. о-ва, 1881. Т. 17. Вып. 1. С. 1–19.

Пустыни Заалтайской Гоби. Природные условия экосистемы и районирование. — М., 1986. 206 с.

Рашек В. А. Сезонные особенности питания кулана на о. Барсакельмес // Бюл. Моск. общ-ва испыт. природы, биол.. 1977. Т. 82. Вып. 2. С. 5–18.

Румянцев Б. Ф. Видовая гибридизация домашних животных с дикими видами. — М.–Л., 1935. 171 с.

Русанов Б. С. Биостратиграфия кайнозойских отложений Южной Якутии. — М., 1968. 459 с.

Свистун В. И. Лошадь Стенона (Equus stenonis Cocchi) из позднеплиоценовых отложений западного Причерноморья УССР // Докл. АН УССР. сер. Б, геол., хим. и биол. науки, 1979. № 9. С. 776–778.

Свиточ А. А., Талденкова Е. Е. История ландшафтов Берингии // Природа, 1993. № 8. С. 66–72.

Синицын В. М. Палеогеография Азии. — М.–Л., 1962. 267 с.

Смирнов Н. А. Основы стандартизации собак и стандарт ездовых по сравнению с другими лайками // Тр. Аркт. ин-та, 1936. Т. 56. С. 101–168.

Смирнов Н. Г., Большаков В. Н., Косинцев П. А. и др. Историческая экология животных гор Южного Урала. — Свердловск, 1990. 244 с.

Соколов В. Е. Редкие и исчезающие животные. Млекопитающие. — М., 1986. 519 с.

Соколов В. Е., Орлов В. Н. Определитель млекопитающих Монгольской Народной Республики. — М., 1980. 350 с.

Соколов В. Е., Амарсанаа Г., Паклина Н.В., Позднякова М. К., Рачковская Е. И., Хотолхуу Н. Ареал лошади Пржевальского (Equus przewalskii) в последний период существования вида в МНР и его геоботаническая характеристика // Зоол. журн., 1991. Т. 70. Вып. 5. С. 111–116.

Соколов И. И. Копытные звери (Отряды Perissodactyla, Artiodactyla). Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 1. Вып. 3. — М.–Л., 1959. С. 23–63.

Соломатин А. О. Кулан. — М., 1973. 145 с.

Солоневич Н. Г., Вихирева-Василькова В. В. Растительные остатки содержимого желудочно-кишечного тракта ископаемой селериканской лошади (Якутия) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1977. Т. 63. С. 203–217.

Спиридонова Е. А. Эволюция растительного покрова бассейна Дона в верхнем плейстоцене-голоцене. — М., 1991. 221 с.

Суетова И. А., Бурашникова Т. А., Муратова М. В. Реконструкция палеоклимата Восточной Сибири и Дальнего Востока за последние 20 тысяч лет и возможный прогноз // Тихоокеанский XIV научный конгресс СССР, Комитет С (Хабаровск, 1979): Тез. докл. — М., 1979. С. 195–196.

Тимченко Н. Г. К истории охоты и животноводства в Киевской Руси (Среднее Поднепровье). — Киев, 1972. 204 с.

Тихомиров Б. А., Культина В. В. Исследование пыльцы и спор из желудка селериканской ископаемой лошади (Якутия) // Докл. АН СССР, 1973. Т. 209. № 6. С. 1464–1466.

Тлеубердина П. А. Поздненеогеновая фауна юго-востока Казахстана. — Алма-Ата, 1982. 117 с.

Топачевский В. А. Рештки коня близького до сивалікского і тушканчика рода Paralactaga в верхньопліоценових відкладів півдня УРСР // Доп. АН УРСР, 1959. № 8. С. 898–902.

Украинцева В. В. Флора, растительность и природные условия Сибири в позднем антропогене: Автореф. докт. дис. — Киев, 1988. 47 с.

Федорова Р. Ф. Природные условия в период обитания верхнепалеолитического человека в районе с. Костенок в Воронежской области // Матер. и исслед. по археол. СССР, 1963. Т. 121. С. 220–229.

Фишер Д., Саймон Н., Винсент Д. Дикая природа в опасности. — М., 1976. С. 134–145.

Форонова И. В. Новые находки млекопитающих в плейстоценовых отложениях Кузнецкой котловины // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1982. Т. 111. С. 50–57.

Форонова И. В. Ископаемые лошади Кузнецкой котловины. — Новосибирск, 1990. 131 с.

Хиббард К., Рей Д., Сэвидж Д., Тейлор Д., Гидей Дж. Четвертичные млекопитающие Северной Америки. Четвертичный период в США. — М., 1969. Т. 2. С. 150–173.

Цалкин В. И. Новые данные о распространении кулана в историческое время // Докл. АН СССР, нов. сер., 1951. Т. 81. № 2. С. 289–291.

Цалкин В. И. Материалы для истории скотоводства и охоты в древней Руси // Матер. и исслед. по археол. СССР. — М., 1956. № 51. 185 с.

Цалкин В. И. Фауна из раскопок памятников Среднего Поволжья // Матер. и исслед. по археол., СССР, 1958. № 61. С. 221–281.

Цалкин В. И. Изменчивость метаподий и ее значение для изучения крупного рогатого скота древности // Бюл. Моск. общ. испыт. природы, 1960. Т. 65. Отд. биол. Вып. 1. С. 109–126.

Цалкин В. И. Домашние животные Золотой Орды // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., 1967. Т. 72. Вып. 1. С. 114–130.

Цалкин В. И. Древнейшие домашние животные Восточной Европы. — М., 1970а. 280 с.

Цалкин В. И. Древнейшие домашние животные Средней Азии. Сообщение 1 // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., 1970б. Т. 75. Вып. 1. С. 145–159.

Чемыртан Г. Д. Фауна млекопитающих энеолита Молдовы: Автореф. канд. дис. — Кишинев, 1991. 25 с.

Черский И. Д. Описание коллекции послетретичных млекопитающих животных, собранных Ново-Сибирской экспедицией в 1885–1886 гг. — СПб., 1891. 706 с.

Шарапов Ш. Обзор местонахождений плиоцен-нижнеплейстоценовых наземных млекопитающих Таджикистана // Тр. Ин-та зоол. и паразитол. АН Тадж. ССР. — Душанбе, 1972. С. 218–232.

Шарапов Ш. Остатки Equidae из верхнего плиоцена южного Таджикистана // Зоологический сборник. Ч. 2. — Душанбе, 1975. С. 127–166.

Шарапов Ш. Мелкая лошадь из местонахождения Куруксай // Граница неогена и четвертичной системы. — М., 1980. С. 254.

Шарапов Ш. Куруксайский комплекс позднеплиоценовых млекопитающих Афгано-Таджикской депрессии. — Душанбе, 1986. 270 с.

Шатилов И. Сообщение о тарпанах // Изв. Моск. о-ва любит. естест., 1884. 8 с.

Шер А. В. Млекопитающие и стратиграфия плейстоцена Северо-Востока СССР и Северной Америки. — М., 1971. 310 с.

Юрцев Б. А. Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии (Проблемы реконструкции криоксеротермических ландшафтов Берингии). — Новосибирск, 1981. 168 с.

Antonius O. Die Rassengliederung der quqrtaren Wildpferde Europas // Verhandl. Zool.-bot. Ges. Wien. 1912. Bd. 62. H. 2. S. 70.

Azzaroli A. The two villafranchian Horses of the Upper Valdarno // Palaeont. Italica. 1965. N 59. P. 1–12.

Azzaroli A. Late Miocene interchange of terrestrial faunas across the Mediterranen. — Act. Col. Iner. sobre Biostr. Contin. Neogeno Super. y Cuater. Infer., 1975. S. 67–72.

Azzaroli A. On a Late Pleistocene Ass from Tuscany; with notes on the History of Asses // Paleontogr. Italica. 1979. Vol. 71. P. 27–47.

Azzaroli A. On Villafranchian Palaearctic Equides and their allies // Palaeontograph. Italica. 1982. Vol. 72. P. 74–97.

Azzaroli A. On the occurrence of Equus stenonis in China // Bol. della Soc. Paleontoligica Italiana. 1986. Vol. 25 (2). P. 199–201.

Azzaroli A.., De Giuli. Ficcarelli G., Torre D. Late Pliocene to early mid=Pleistocene mammalian faunas in Eurasia: faunal succession and dispersal events // Palaeoqeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol. 1988. Vol. 66. P. 77–100.

Azzaroli A. The genus Equus in Europe // European Neogene Mammal Chronology. Edited by E. H. Lindsay et al. New York. 1990. P. 339–356.

Azzaroli A., Voorhies M. R. The Genus Equus in North America. The Blancan species // Palaeontograhia Italica. 1993. Vol. 80. P. 175–198.

Bökönyi S. History of domestic mammals in Central and Eastern Europe. Budapest. Akad. Kiado. 1974. 597 p.

Bruning H. Zur Klima — Stratigraphie der pleistozanen Mosbacher Sande bei Wiesbaden (Hessen) // Mz. Naturw. Arch. 1970. N 9. P. 204–256.

Churcher C. S. and *Richardson M. L.* Equidae // Evolution of African mammals. Edit by V. J. Maqlio and H. B. S. Cooke. — London. Harvard Univ. Press. 1978. P. 379–422.

Dalquest W. W. Phylogeny of American horses of Blancan and Pleistocene age // Acta zool. Fennica. 1978. Vol. 15. N 3. P. 191–199.

Dalquest W. W. The little horses (genus Equus) of the Pleistocene of North America // Amer. Midland Natur. 1979. Vol. 101. N 1. P. 241–244.

Dietrich W. O. Hemionus Pallas im Pleistozan von Berlin // Vert. Palas. 1959. Bd. 3. N 1. P. 217.

Driesch A. Das Vermessen von Tierknochen aus vor- und frugeschichtlichen Siedlungen // Univ. Munchen: Inst. Palaoanat. Domest. Geschich. Tiermed.: 1976. 114 s.

Duerst J. U. Vergleichende Untersuchungsmethoden am Skelett bei Saugern // Handbuch der biologichen Arbeitsmethoden, 1926. Bd. 7. N 2. Berlin-Wien. 530 s.

Eisenmann V. Nouvelles interpretatious des restes d'equides (Mammalia. Perissodactyla) de Nihowan (Pleistocene inferier de la Chine du Nord): Equus teihardi nov. sp. // Geobios. 1975. Vol. 8. N 2. P. 125–134.

Eisenmann V. Les metapodes d'Equus sensu lato (Mammalia. Perissodactyla) // Geobios. 1979. Vol. 12. N 6. P. 863–886.

Eisenmann V. Les chevaux (Equus sensu lato). Fossiles et actuels: cranes et dents jugales superieures. Paris. Edit. du CNRS. 1980. 186 p.

Eisenmann V. Etude des dents jugales inferieurs des Equus (Mammalia, Perissodactyla) actuels et fossiles. Palaeovertebrata. Paris. 1981. Vol. 10. Fasc. 3–4. P. 127–226.

Eisenmann V. Famyly Equidae // Harris J. M., E.: Koobi Fora Research Project. 1983. Vol. 2. P. 156–214.

Eisenmann V. Comparative Osteology of Modern and Fossil Horses, Half-asses and Asses. Equids in the Ancient World. Wiesbaden. 1986. P. 67–116.

Eisenmann V., Alberdi M. T., Giuli C., Staesche U. Studying fossil horses. Vol. 1. Leiden-Koln. 1988. 71 p.

Forsten A. Indices in equid systematics and phylogeny. Ann. zool. Fennici. 1982. Vol. 19. N 3. P. 183–191.

Forsten A. A review of the sussenborn horses and the origin of Equus hydruntinus Regalia // Quartapalaont. 1986. Bd. 6. P. 43–52.

Forsten A. Chinese fossil horses of the genus Equus // Acta zool. Fen. 1986. N 181. P. 1–40.

Giuli C. On the type form of Equus stenonis Cocchi // Palaeontogr. Italica. 1972. N 68. P. 35–49.

Groves C. P. and *Willoughby D. P.* Studies on the taxonomy and phylogeny of the genus Equus // Mammalia. 1981. Vol. 45. N 3. P. 321–354.

Harington C. R. The American Lion // Neotoma. National Museum of Natural Sciences of Canada. 1990. N 27. 4 p.

Harington C. R. and *Clulow F. V.* Pleistocene mammals from Gold Run Creek, Yukon Territory // Canad. J. Earth. Sci. 1973. Vol. 10. N 5. P. 697–759.

Jordan E. L. Animal atlas of the World. Maplewood. New Jersey. 1969. P. 155–158.

Kurten B. and *Anderson E.* Pleistocene Mammals of North America // New York. Columbia Univ Press. 1980. P. 283–416.

Kuzmina I. E. The pleistocene broad — toed horse (Equus latipes Gromova) in Eurasia. II Congr. theriol. internation. Abstr. of papers. Brno. 1978. P. 420.

Leone G. Palaeoclimatology of the Casas del Rinco Villafranchian series (Spain) from stable isotope data // Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol. 1985. Vol. 49. P. 61–77.

Lindsay E. H., Opdyke N. D., Johnson N. M. Pliocene dispersal of the horse Equus and late Cainozoic mammalian dispersal events // Nature. 1980. Vol. 287. P. 135–138.

Lindsay E. H., Opdyke N. D., Johnson N. M. Blancan-Hemphillian Land Mammal ages and Late Cenozoic Mammal Dispersal Events // Ann. Rev. Earth and Planet. Sci., 1984. Vol. 12. P. 445–488.

Macarovici N., Semaka A. Sur les especes de chevaux fossiles du quaternaria de la Roumanie. Folia quaternaria. Krakow. 1969. T. 34. S. 1–18.

Mooser O., Dalquest W. W. Pleistocene mammals from Aguascalientes. central Mexico // J. Mammal. 1975. Vol. 56. N 4. P. 781–820.

Musil R. Die Equiden-Reste aus dem Pleistozan von Sussenborn bei Weimar // Palaont. Abh. A. Palaozoologie. 1969. Bd. 3. Heft 3/4. S. 367–788.

Musil R. Die Pferde der Pekarna-Hohle (Ein Beitrag zur Problematic der Evolution von Eqiden) // Z. Tierzucht. Z. biol. 1969. Bd 86. S. 147–193.

Musil R. Dic Equiden — Reste aus dem Travertin von Weimar // Quartarpalaontologie. 1984. Bd. 5. S. 369–380.

Necrasov O., Haimovoci S. Studial resturilor de fauna (cultura Hamangia) descoperite in cursul sapaturilor de la Techirghiol // Mater. si cercetari an acrheologice. 1962. N 8. P. 175–185.

Nobis G. Beitrage zur Abstammung und Domestikation des Hauspferdes // Zeitschr. Tierzuchtg. u. Zuchtungsbiol. 1955. Bd. 64. Heft 3. P. 200–246.

Nobis G. Vom Wildpferd zum Hauspferd. Fundamenta. 1971. Bd. 6. Koln—Wien. 96 s.

Nobis G. Equus mosbachensis v. Reichenau aus Ablagerungen des cromerzeitlichen Mains von Randersacker bei Wurzburg // Quartarpalaontologie. 1981. N 4. P. 93–104.

Prat F. Les Equdes // Atlas de Prehistoire. T. 3. Faunes et flores Prehistoriques de l'Europe occidentale. Paris. Edition N. Boubee etc. 1966. S. 194–215.

Prat F. Recherches sur les Equides pleistocenes de France // These Sci. nat. 1968. Vol. 4. 662 p.

Prat F. Les Equides Villafranchiens en France // Centre Nat. Rech. Scient., Cahiers du Quatern. 1980. N 2. 291 p.

Popesko P. Atlas der topographischen anatomie der Haustiere. F. 1. Jena. 1961. 215 s.

Quinn J. H. Miocene Equidae of the Texas Gulf Coastal Plain // Univ. Texas Bur. Econ. Geol. Publ. 1955. 102 p.

Radulesco C., Samson P. Remarques sur quelques equides quaternaires de Roumainie // Zool. Anz. 1962. Bd. 168. H. 5–6. S. 170–179.

Regalia E. Sulla fauna della «Grotta del Castello» di Termini Imerese (Palermo) // Arch. anthrop., etnol. 1907. T. 37. Fasc. 3. S. 353.

Reichenau W. Uber einen Unterkiefer von Equus stenonis Cocchi aus dem Pliopleistocan von Mosbach // Notizbl. Geol. Landesanst. 1903. Bd. 4. H. 24. S. 48.

Reichenau W. Beitrage zur naheren Kennthis fossiler Pferde aus deutschem Pleistozan // Abh. geol. Landesanst. Darmstadt. 1915. Bd. 7. H. 1. 155 s.

Rutte E. Die Fundstelle altplestozaner Saugetiere von Randersacker bei Wurzburg // Geol. Jb. 1958. Bd. 73. S. 737–754.

Rutte E. Neue Beobashtungen in der Fundszelle altplestozaner Saugetiere von Randersacker bei Wurzburg // Frank. Nat. Landsch. 1959. N 2. S. 30–35.

Rutte E. Die Cromer-Wirbeltierfundstelle Wurzburg-Schalkberg // Abh. naturwiss. Ver. Wurzburq. 1967. N 8. S. 1–26.

Rutte E. Pliopleistozane Daten zur Anderung der Hauptabdachung im Main — Gebiet Suddeutschland // Z. Geomoph. N.F. Suppl. 1971. N 12. S. 51–72.

Samson P. Les Equides fossiles de Roumanie // Geologica Romana. 1975. Vol. 14. P. 165–352.

Sher A. V. On the History of Mammal Fauna of Beringida // Quartarpalaontologie. 1986. Vol. 6. S. 185–193.

Shikama T. and *Onuki Y.* Equid Fossils from Iwate and Miagi Prefectures // Science Reports of the Tohoku University, Sendai, Second Series (Geology), 1962. Vol. 34. N 2. P. 187–197.

Skinner M. F., Hibbard C. N. Early Pleistocene pre-glacial and glacial rocks and faunas of north-central Nebraska // Aner. Mus. Nat. Hist. Bull. 1972. Vol. 148. N 1. 148 p.

Stehlin H. G. et *Graziosi P.* Riserche sugli Asinidi fossili d'Europe // Mem. Soc. Paleont. Suisse Basel. 1935. Vol. 56. P. 73.

Stirton R. A. Phylogeny of North American Equidae // Univ. Calif. Publs. (Geol. Sci). 1940. Vol. 25. P. 165–198.

Tedford R. H., Elynn L. H., Qui Z., Opdyke N. D., Downs W. R., Yushe Basin. China: Paleomagnetically calibrated mammalian biostratigraphic standard for the Neoqene of Eastern Asia // Journ. Vert. Paleont. 1991. Vol. 11. P. 519–526.

Teilhard C. P. and *Piveteau J.* Les mammiferes fossiles de Nihowan (Chine) // Ann. Paleontol. 1930. T. 19. 134 p.

Vaufrey R. Paleontologie de l'Acheleen superieur de la grotte d'Oumm-Qatafa (Palestine) // L'Anthrop. 1931. Vol. 41. N 3–4. P. 83–87.

Vereshchagin N. K. and *Kuzmina I. E.* Late Pleistocene Mammal Fauna of Siberia // Late Quaternary Environments of the Soviet Union. University of Minnesota Press. Minneapolis. 1984. P. 219–222.

Viret J. Le Loess a bancs durcis de St. Vallier (Drome) et sa faune de Mammiferes Villafranchiens // Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon. 1954. N 4. 200 p.

Volf J. Das exist the sexual Dimorphism in the skulls of the wild Horses? // Gazella. 1995. N 22.

Volf J. Pedigree Book of the Przewalki Horse. Prague. Zoological Garde. 1995. P. 1435–1561.

Zdansky O. Equus und andere Perissodactyla. Pal. Sin. 1935. Ser. C. Vol. 6. Fasc. 4. P. 20–46.

Zhow X., Sun Y., Xu Q., Li Y. Note on a new Late Pleitocene equus from Dalian // Vert. Palasiat. 1985. Vol. 23. N 1. P. 69–76.

Wüst E. Umtersuchungen uber das Pliozan und das alteste Pleistozan Thurinqens nordlich vom Thuringer Walde ind westlich von der Saale // Abh. Natur. Ges. Halle. 1901. Bd. 23. P. 59.

SUMMARY

Species of the genus *Equus* Linnaeus, 1758 than inhabited North America in the Pliocene were grouped in subgenera on the basis of morphological changes that appeared at that period. Asses and hemiasses, zebras and allohippus horses, parastilid and true horses penetrated from North America through Beringia into Asia, Europe and then to Africa approximately 3 million years ago. Horses that remained in North America belonged mostly to the subgcnus *Hemionus* Stehlin et Graziosi, 1935 and survived there until the beginning of the Holocene. Horses of subgenera *Parastylidequus* Mooser and Dalquest, 1975, *Plesippus* Matthew, 1924 and Equus Linnaeus, 1758 were less numerous. After the Beringian Land Bridge disappeared approximately 1.2 million years ago parallel development of horses in America and Eurasia proceeded. Thus the scheme of phyletic relationships within the subfamily Equinae with regard to spreading of horses from North America to other continents confirms monophyletic development of the genus *Equus*.

Dry and warm climate characteristic of Asia in the Pliocene and extensive dry steppes and semideserts to which horses had been well adapted explains their quick dispersal in Eurasia.

The cooling periods occurring repeatedly in the Pleistocene led to extinction of the majority of species of allohippus horses and to a gradual reduction in sizes of species of the subgenera *Equus, Hemionus* and *Asinus* Frisch, 1775. Tooth crown remained high. In horses of the subgenus *Equus* number of species increased during the Pleistocene and they spread towards the north of Eurasia. Morphological changes were determined by adaptation to life in forest-steppe and forest conditions. These included reduction of enamel rugosity and elongation of the protocone on the upper molars, simplification of wear pattern on the lower molars, increase of thickness of distal parts of limbs and broadening of phalanges, which was an adaptation to walking over softer ground. The only external morphological character traced was strengthening of hair cover of the tail that developed maximally in *E. caballus* L. 1758. This character appeared to be most valuable in adaptation to Holocene warming and growing humidity of the climate, which favoured apparently intensive reproduction of biting insects. Therefore climate, in particular air humidity, depth of snow cover and temperature, was the leading factor in the evolution of Anthropogene horses. This was particularly manifest in the change of sizes and proportions in *E. latipes* and *E. uralensis, E. hemionus. E. hydruntinus.* and *E. pizewalskii.*

The decrease in sizes as a result of domestication makes it doubtful that the small *E. gmelini* was ancestor of the domestic horse. If ancient domestic horses had been as large as horses in northern Kazakhstan five thousand years ago, their ancestors should have been even larger. This suggests that ancestor of the domestic horse was not the small *E. gmelini* Antonius, 1912, but the large *E. latipes* Gromova, 1949 that survived in Moldavia and in the Russian Plain until the middle of the Holocene.

A study of paleontological material on 23 species obtained for the past 50 years permitted us to solve a number of problems associated with morphology and systematics of horses. A revision of species composition of the subfamily Equinae led to separation of a new subgenus of horses *Vekuahippus* subgen. nov. New species have been described for our country: *E. uralensis* Kuzmina, 1975 and *E. dalianensis* Zhow, Sun, Xu, Li, 1985. Moreover, *E. sanmeniensis* Teilhard et Piveteau, 1930, previously regarded to belong to the subgenus *Allohippus* Kretzoi, 1938, was placed in the subgenus *Hemionus*. Some species were reduced to synonyms, some were regarded as subspecies. For the first time the system of the subfamily Equinae was elaborated to a subspecies. Sets of morphological characters of subgenera and species were compiled, which should facilitate identification of fossil material.

It has been esteblished that sex dimorphism in horses manifests itself not only in external sex characters, but also in sizes of the majority of limb tubular bones. This should be taken into account when fossial remains of horse bones are used for stratigraphic purposes.

Perspectives of future research

A study of fossil bone remains will continue with the accession of new material. A number of issues of evolution, systematics and phylogeny remain controversial. For their resolution it would be desirable to conduct an additional study for establishing identity of subgenera horses of North America and Eurasia, in particular a comparative morphological study of *E. hipparionoides* Vekua, 1960 (Caucasus) and *E. parastylidens* Mooser, 1959 (North America) and establish degree of their relationship on the level of subgenera.

One should pay particular attention to morphological characters and distribution of small Late Pleistocene horses, such as *E. gallicus* Prat., 1968 in Western Europe and *E. lenensis* Rusanov, 1968) in Asia. It is necessary to find out whether these were vicariant species or a single species with a wide distribution range. An attempt should be made to study all fossil remains of horses close to E. prezewalskii Poljakov, 1881 form Kazakstan, Middle Asia and China.

In a study of Holocene horses one should examine as many osteological remains as possible for the characterization of *Equus hemionus* subspecies, try to identify changes on time of the boundaries of distribution of small horses similar to *E. gmelini*, in order to resolve the issue of its taxonomic position, It may appear that tarpan *E. gmelini* is more closely related to *E. lenensis*. or that this is *E. caballus*, which became wild.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Опыт деления вымерших форм лошадей

Промеры костей, мм	Категория			
	гиганты	очень крупные	крупные	выше средних (рослые)
Основная длина черепа	575	575–550	550–525	525–500
Наибольшая длина плечевой	370	370–350	350–330	330–310
Наибольшая длина лучевой	410	410–390	390–370	370–350
То же пясти	280	280–265	265–250	250–235
То же бедренной	470	470–450	450–430	430–410
То же берцовой	425	425–405	405–385	385–365
То же плюсны	320	320–305	305–290	290–275
Соответствующая высота в холке, см	168	168–160	160–152	152–144

Отиосительные размеры черепа и иижией челюсти древних лошадей

Промеры, мм	*E. livenzovensis*	*E. stenonis*	*E. sivalensis*	*E. pamirensis*	*E. sanmeniensis*
Основная длина	138.1	–	–	–	–
Длина твердого нёба	–	–	–	–	–
Длина верхнего зубного ряда	–	–	–	–	–
Длина ряда коренных P^2–M^3	126.8	119.2	104.2	126.8	115.8
Длина диастемы	–	–	–	–	–
Длина хоан	–	–	–	–	–
Ширина хоан	–	–	–	–	–
Ширина в резцах	–	–	–	–	–
Межглазничная ширина	–	–	–	–	–
Заглазничное сужение	–	–	–	–	–
Ширина в глазницах	108.4	–	–	–	–
Горизонтальный диаметр глазницы	–	–	–	–	–
Вертикальный диаметр глазницы	–	–	–	–	–
Ширина мозговой коробки	–	–	–	–	–
Ширина в сочленовных мыщелках	–	–	–	–	–
Ширина в слуховых трубках	–	–	–	–	–
Высота в носовых костях	–	–	–	–	–
Высота за последним коренным	–	–	–	–	–
Высота в основной кости	–	–	–	–	–
Длина нижней челюсти	–	–	–	131.0	–
Длина зубного ряда с резцами	–	–	–	–	–
Длина ряда коренных	–	–	119.0	122.0	113.1
Длина диастемы	–	–	–	–	122.3
Длина симфиза	–	–	–	171.0	–
Ширина в резцах	–	–	–	109.5	108.6
Высота перед P_2	–	–	–	138.8	104.6
Высота между P_4 и M_1	–	–	–	–	–
Высота за M_3	–	–	–	120.2	102.5
Толщина ветви между P_4 и M_1	–	–	–	101.2	107.7

Таблица I

по их величине по Витту (1952)

лошадей

средние по росту	ниже средних (низкорослые)	мелкие	очень мелкие	карлики
500–475	475–450	450–425	425–400	менее 400
310–290	290–270	270–250	250–230	менее 230
350–330	330–310	310–290	290–270	менее 270
235–220	220–205	205–190	190–175	менее 175
410–390	390–370	370–350	350–330	менее 330
365–345	345–325	325–305	305–285	менее 285
275–260	260–245	245–230	230–215	менее 215
144–136	136–128	128–120	120–112	менее 112

Таблица II

(величина черепа кулана принята за 100%)

E. süssenbornensis	*E.verae*, *E. coliemens*	*E. cf. namadicus*	*E. altidens*
–	121/7	–	–
–	–	–	–
–	–	–	–
121.0	110.4	109.7	107.2
–	–	–	–
–	–	–	–
–	–	–	–
–	–	–	–
–	–	–	–
–	–	107.1	–
–	–	80.8	–
–	–	–	–
–	–	–	–
128.4	–	104.0	–
–	–	–	–
–	–	–	–
–	–	–	–
–	–	100.9	–
–	–	–	–
–	–	–	–
–	–	–	–
128.4	125.7	117.1	113.8
128.7	138.8	–	–
–	132.4	–	110.3
–	–	–	–
–	129.3	123.6	117.9
–	–	117.6	–
–	–	–	–
–	–	–	–

Относительные размеры верхних зубов лошадей подрода *Allohippus*

Зуб	Промеры, мм	*E. livenzovensis*	*E. stenonis*	*E. sivalensis*	*E. pamirensis*	*E. sanmeniensis*
P^2	Длина зуба	126.0	–	121.5	117.5	111.3
	Ширина зуба	–	–	131.8	128.9	113.0
	Длина протокона	–	–	–	–	101.2
	Относит. длина протокона	69.3	–	–	–	90.8
P^3	Длина зуба	120.5	118.7	116.9	135.6	115.1
	Ширина зуба	–	107.3	124.5	121.6	111.1
	Длина протокона	–	87.7	122.8	97.4	116.7
	Относит. длина протокона	70.8	73.2	104.1	75.8	100.5
P^4	Длина зуба	125.5	107.5	105.7	132.8	115.1
	Ширина зуба	–	106.7	116.7	125 6	118.5
	Длина протокона	–	81.6	126.4	97.6	113.6
	Относит. длина протокона	67.6	80.5	121.0	74.2	100.0
M^1	Длина зуба	122.0	121.2	112.2	128.1	116.9
	Ширина зуба	–	116.3	120.3	127.5	117.5
	Длина протокона	–	85.2	114.8	93.9	116.5
	Относит. длина протокона	73.1	70.3	102.0	73.3	99.6
M^2	Длина зуба	118.4	106.1	110.2	129.4	116.7
	Ширина зуба	–	112.9	123.0	125.4	123.0
	Длина протокона	–	81.3	117.9	105.7	117.9
	Относит. длина протокона	69.7	76.7	107.0	81.7	101.0
M^3	Длина зуба	120.9	130.4	108.7	122.1	117.0
	Ширина зуба	–	107.1	120.5	118.8	124.1
	Длина протокона	–	78.1	121.1	117.2	117.2
	Относит. длина протокона	74.0	60.1	111.9	96.2	100.6

Отиосительные размеры нижних зубов древних лошадей

Зуб	Промеры, мм	*E. livenzovensis*	*E. stenonis*	*E. sivalensis*	*E. pamirensis*
P_2	Длина зуба	–		120.9	121.9
	Ширина зуба	–		117.1	114.6
	Длина задней долинки	–		–	–
	Относит. длина задней долинки	–		–	–
P_3	Длина зуба	–	131.5	118.5	120.0
	Ширина зуба	–	122.9	117.1	112.0
	Длина задней долинки	–	96.6	–	–
	Относит. длина задней долинки	–	86.1	–	–
P_4	Длина зуба	–	131.3	127.4	116.2
	Ширина зуба	–	120.7	116.7	121.3
	Длина задней долинки	–		–	–
	Относит. длина задней долинки	–		–	–
M_1	Длина зуба	–		126.0	108.3
	Ширина зуба	–		126.1	123.0
	Длина задней долинки	–		–	–
	Относит. длина задней долинки	–		–	–
M_2	Длина зуба	–		125.5	118.5
	Ширина зуба	–		119.2	127.2
	Длина задней долинки	–		–	–
	Относит. длина задней долинки	–		–	–
M_3	Длина зуба	–		111.1	131.2
	Ширина зуба	–		114.5	135.1
	Длина задней долинки	–		–	–
	Относит. длина задней долинки	–		–	–

Таблица III

(величиина зубов кулана принята за 100%)

E. süssenbornensis	*E. cf. namadicus*	*E. hipparionoides*	*E.aff. altideus*	*E. singularis*	*E. verae*
128.5	104.5	–	112.1	–	118.6
120.1	113.0	–	105.4	–	120.1
110.7	122.0	–	77.4	–	83.3
85.7	113.4	–	68.5	–	69.7
119.8	112.9	–	107.2	131.3	129.5
119.5	103.4	–	103.4	137.9	111.9
106.1	112.3	–	81.6	105.3	115.8
87.9	98.3	–	75.1	79.5	87.4
132.1	113.2	109.8	107.2	–	119.6
120.7	109.0	–	103.3	–	121.5
104.0	112.8	54.4	70.4	–	97.6
80.0	100.8	50.2	66.7	–	82.6
132.9	121.2	111.7	108.2	147.2	117.3
121.9	103.6	–	102.4	139.4	128.3
106.1	104.3	52.2	74.8	105.2	92.2
80.1	85.9	46.8	69.1	71.5	74.9
132.2	118.4	110.6	104.1	138.8	122.0
128.2	104.8	–	103.6	–	115.7
108.9	116.3	61.0	69.9	100.8	91.0
82.5	98.2	55.2	67.1	72.7	74.3
132.0	94.9	111.8	97.6	–	126.5
127.2	100.4	–	106.2	–	96.0
118.0	95.3	74.2	78.0	–	107.8
89.5	101.2	72.4	80.2	–	87.1

Таблица IV

(величина зубов кулана принята за 100%)

E. sanmeniensis	*E. süssenbornensis*	*E. cf. namadicus*	*E.aff. altideus*	*E. singularis*	*E. verae*
112,7	137.6	115.3	106.5	150.3	125.5
113.3	127.2	113.9	107.6	145.6	120.2
108.9	–	–	–	132.9	–
97,6	–	–	–	89.2	–
108.1	128.1	135.0	100.0	127.8	123.0
113.1	123.4	109.4	97.1	131.4	118.3
97.9	–	–	–	119.3	–
92.6	–	–	–	95.0	–
110.8	133.2	128.4	104.2	146.7	121.6
114.9	125.3	112.1	101.1	–	129.3
99.2	–	–	–	146.6	–
90.8	–	–	–	101.4	–
110.7	127.3	115.7	99.2	–	119.8
117.4	129.8	109.3	105.6	–	129.2
107.0	–	–	–	–	–
95.6	–	–	–	–	–
109.9	132.5	115.2	100.4	–	115.2
121.8	131.1	109.9	104.0	–	129.1
111.1	–	–	–	–	–
101.0	–	–	–	–	–
122.2	127.4	112.8	109.7	137.2	129.5
120.6	135.1	109.5	107.6	145.0	131.3
109.9	–	–	–	–	–
82.4	–	–	–	–	–

Относительные размеры костей передней конечности древних лошадей

Промеры, мм	*E. livenzovensis*	*E. stenonis*	*E. sivalensis*	*E. pamirensis*	*E. sanmeniensis*
Длина лопатки	–	–	–	–	–
Ширина через лопаточный бугор	–	–	–	–	–
Длина плечевой кости	135.0	–	–	129.0	–
Ширина ее нижнего эпифиза	–	–	–	119.4	128.6
Длина лучевой кости	126.3	–	–	111.4	118.9
Ширина ее нижнего эпифиза	–	–	–	130 3	142 3
Длина пястной кости	122.8	110.1	111.7	107.4	–
Ширина ее нижнего эпифиза	–	121.5	121.7	133.8	–
Длина фаланги I	–	–	–	111.4	–
Ширина ее диафиза	–	–	–	133.0	–
Длина фаланги II	–	108.2	–	120.9	–
Ширина ее диафиза	–	112.2	–	127.4	–
Длина фаланги III	–	–	–	108.8	–
Ее максимальная ширина	–	–	–	123.2	–

Отиосительные размеры костей задней коиечиости древних лошадей

Промеры, мм	*E. livenzovensis*	*E. stenonis*	*E. sivalensis*	*E. pamirensis*	*E. sanmeniensis*
Длина бедренной	138.5	–	–	–	–
Ширина ее нижнего эпифиза	–	–	–	–	–
Длина большой берцовой	129.2	–	–	119.6	115.7
Ширина ее нижнего эпифиза	–	–	–	113.7	128.5
Длина таранной	133.3	120.5	–	129.2	123.1
Ширина ее дистального конца	–	150.8	–	117.6	130.1
Длина плюсневой	119.2	108.1	112.8	104.8	115.5
Ширина ее нижнего эпифиза	–	137.6	120.9	136.0	137.6
Длина фаланги I	–	–	–	107.6	186.0
Ширина ее диафиза	–	–	–	146.9	133.8
Длина фаланги II	–	–	–	135.5	112.9
Ширина ее диафиза	–	–	–	129.9	136.1
Длина фаланги III	–	–	–	105.6	111.5
Ее максимальная ширина	–	–	–	132.3	134.9

Iаблица V

(величина костей кулана принята за 100%)

E. süssenbornensis	*E. verae*	*E. cf. namadicus*	*E. hipparionoides*	*E.aff. altideus*	*E. singularis*
–	–	–	–	–	–
–	–	–	–	–	150.5
–	–	–	–	–	–
132.5	–	–	124.0	–	–
–	130.6	–	–	110.4	–
–	140.9	–	–	112.4	–
114.3	115.7	103.8	107.8	102.7	–
132.5	151.4	130.4	117.6	114.8	–
–	126.5	102.0	–	97.8	–
–	150.5	118.7	120.9	111.7	–
–	133.4	135.0	–	135.7	–
–	145.9	117.4	–	105.7	–
–	158.2	–	–	113.7	–
–	151.9	–	–	111.5	–

Таблица VI

(величина костей кулана принята за 100%)

E. süssenbornensis	*E. verae*	*E. cf. namadicus*	*E. hipparionoides*	*E.aff. altideus*	*E. singularis*
–	–	–	–	–	–
–	–	–	–	–	–
123.8	126.6	–	–	–	–
140.3	145.0	–	–	118.1	162.9
–	136.6	–	–	111.6	–
–	130.6	–	–	103.7	–
117.7	123.0	103.1	108.3	99.8	–
141.8	152.9	124.3	122.0	118.8	–
130.9	137.8	–	–	–	–
141.7	168.9	–	118.1	–	192.9
–	149.0	–	–	–	–
–	153.8	–	121.3	–	–
–	152.5	–	–	–	–
–	163.2	–	–	–	–

Таблица VII

Относительные размеры черепа и нижней челюсти лошадей подродов *Equus*

(величина черепа кулана принята за 100%)

Промеры, мм	*E. mosbachensis*	*E. latipes*	*E. uralensis*	*E. lenensis*	*E. dalianensis*	*E. gmelini*	*E. caballus*	*E. przewalskii*
Основная длина	131.0	112.9	115.9	109.3	–	104.9	109.8	107.9
Длина твердого нёба	–	–	–	112.9	–	109.0	115.5	113.7
Длина верхнего зубного ряда	–	–	–	108.0	–	103.2	111.8	110.1
Длина ряда коренных	117.8	112.9	107.5	104.2	115.6	104.8	110.8	108.9
Длина диастемы	–	–	125.3	116.5	–	102.2	117.6	106.8
Длина хоан	–	–	–	112.9	–	90.6	119.0	113.6
Ширина хоан	–	91.8	–	103.0	97.0	101.3	107.8	105.6
Ширина в резцах	117.0	–	–	107.4	123.8	102.2	113.5	108.7
Межглазничная ширина	–	–	–	109.2	–	103.0	109.0	107.3
Заглазничное сужение	–	–	103.4	107.4	–	96.0	106.8	106.3
Ширина в глазницах	123.2	108.7	105.5	104.6	–	99.1	106.8	101.8
Горизонтальный диаметр глазницы	–	–	108.4	101.3	–	97.1	101.1	100.3
Вертикальный диаметр глазницы	–	–	–	104.0	–	92.2	100.0	98.4
Ширина мозговой коробки	131.0	117.6	–	111.6	–	103.0	115.7	103.4
Ширина в слуховых трубках	–	105.2	–	102.2	–	96.2	106.9	101.4
Высота в носовых костях	118.4	–	–	97.7	–	82.8	98.2	96.6
Высота за последним коренным	128.3	107.1	95.2	103.3	–	92.8	107.6	101.0
Высота в основной кости	–	119.6	109.5	107.5	–	100.1	112.8	105.9
Длина нижней челюсти	130.6	–	111.3	106.4	–	105.3	–	106.3
Длина зубного ряда с резцами	–	–	110.3	109.1	–	104.1	–	110.6
Длина ряда коренных	125.2	110.0	110.4	106.6	112.5	107.0	–	110.4
Длина диастемы	158.2	112.1	128.7	115.8	–	101.9	–	106.5
Длина симфиза	143.9	126.9	117.2	119.2	123.4	115.9	–	119.2
Ширина в резцах	117.8	123.1	115.5	108.4	112.1	101.7	–	113.8
Высота перед P_2	132.0	–	112.2	111.0	–	87.4	–	104.9
Высота между P_4 и M_1	119.6	–	105.9	101.8	–	90.2	–	104.7
Высота за M_3	148.8	–	108.4	98.5	–	93.6	–	107.6
Толщина ветви между P_4 и M_1	129.6	110.1	111.3	102.0	123.5	97.2	–	113.0

Относительные размеры верхних зубов лошадей подродов *Equus* и *Asinus*

(величина зубов кулана принята за 100%)

Зуб	Промеры, мм	*E.mosbachensis*	*E. latipes*	*E. uralensis*	*E. lenensis*	*E. dalianensis*	*E. gmelini*	*E.caballus*	*E. przewalskii*	*E. hydruhtinus*
P^2	Длина зуба	117.5	109.6	105.4	108.5	109.3	100.6	111.3	113.0	88.7
	Ширина зуба	116.7	109.2	96.2	107.9	113.4	97.5	112.1	111.7	89.1
	Длина протокона	123.8	119.0	109.5	115.5	113.1	101.2	115.5	120.2	77.4
	Относит. длина протокона	102.5	110.1	103.8	106.7	103.8	109.9	102.9	106.3	87.4
P^3	Длина зуба	118.0	112.2	107.6	103.6	114.7	102.9	123.7	107.9	88.5
	Ширина зуба	117.6	116.8	109.6	111.1	114.9	102.3	111.9	109.2	88.9
	Длина протокона	129.8	133.3	112.3	116.7	114.9	93.8	111.4	119.3	70.2
	Относит. длина протокона	109.4	117.6	103.4	111.8	99.5	90.3	98.0	110.1	78.3
P^4	Длина зуба	120.0	114.7	110.9	102.3	118.1	106.4	109.0	105.7	95.5
	Ширина зуба	112.6	109.6	101.1	109.3	114.1	102.2	109.6	107.8	85.2
	Длина протокона	123.2	101.6	108.0	112.0	109.6	96.0	108.8	111.2	80.0
	Относит. длина протокона	103.9	89.7	98.7	110.3	93.8	91.4	100.6	106.9	84.8
M^1	Длина зуба	120.3	118.6	115.2	104.8	118.6	107.4	113.4	110.4	92.6
	Ширина зуба	115.1	116.3	113.5	111.2	117.1	105.2	111.2	111.6	88.4
	Длина протокона	117.4	127.0	116.5	114.8	123.5	100.0	113.9	117.4	71.3
	Относит. длина протокона	97.4	107.4	101.4	110.0	104.0	93.4	100.0	106.4	76.3
M^2	Длина зуба	119.8	114.3	104.1	101.2	133.5	106.9	108.6	106.9	93.1
	Ширина зуба	97.6	112.9	109.3	109.3	111.7	105.2	110.1	108.1	87.9
	Длина протокона	126.8	123.6	108.9	117.1	121.1	105.7	114.6	115.4	74.8
	Относит. длина протокона	106.4	109.2	105.0	116.5	90.4	99.0	105.6	108.8	81.1
M^3	Длина зуба	122.1	115.0	115.8	111.9	118.2	108.7	106.7	112.6	89.3
	Ширина зуба	108.0	114.3	109.4	112.0	112.9	104.0	101.8	108.0	85.7
	Длина протокона	122.6	127.3	120.3	117.2	117.2	101.6	103.9	113.3	79.7
	Относит. длина протокона	100.8	111.5	105.2	104.8	99.2	94.2	98.2	101.4	90.3

Таблица IX

Относительиые размеры нижиих зубов лошадей подродов *Equus* и *Asinus*

(величииа зубов кулана принята за 100%)

Зуб	Промеры, мм	*E. mosbachensis*	*E.latipes*	*E. uralensis*	*E.lenensis*	*E. dalianensis*	*E. gmelini*	*E. caballus*	*E. przewalskii*	*E. hydruntinus*
P_2	Длина зуба	122.2	112.7	107.2	106.5	113.4	111.1	107.8	108.8	88.9
	Ширина зуба	104.4	108.9	106.3	101.9	96.2	120.2	113.9	114.6	96.8
	Длина задней долинки	116.4	110.8	102.5	106.3	103.8	94.9	100.0	106.3	81.0
	Относит. длина задней долинки	96.0	99.2	96.9	101.2	92.0	86.1	93.8	98.0	93.0
P_3	Длина зуба	121.8	110.4	104.0	103.7	112.6	107.4	109.2	106.7	88.5
	Ширина зуба	103.4	113.1	106.8	101.1	100.0	117.1	108.6	116.0	93.1
	Длина задней долинки	106.2	104.8	93.8	102.8	100.7	91.7	93.1	104.8	82.8
	Относит. длина задней долинки	89.0	97.1	92.2	99.6	91.0	87.3	87.4	98.8	95.2
P_4	Длина зуба	123.2	111.2	103.9	105.0	112.7	102.3	113.9	108.1	90.3
	Ширина зуба	102.3	108.6	109.2	104.6	100.6	114.9	109.2	116.7	96.0
	Длина задней долинки	110.7	101.5	96.9	106.1	100.8	78.6	103.0	109.9	84.0
	Относит. длина задней долинки	91.0	92.6	93.8	101.6	90.8	78.1	92.4	100.0	94.8
M_1	Длина зуба	121.1	113.2	102.9	102.1	110.7	112.4	114.0	109.9	88.0
	Ширина зуба	100.0	113.7	110.6	106.2	100.6	103.1	114.9	117.4	93.8
	Длина задней долинки	109.0	111.0	88.0	105.0	102.0	86.0	116.0	99.0	71.0
	Относит. длина задней долинки	90.0	97.6	85.5	101.7	91.8	80.0	101.7	90.0	80.4
M_2	Длина зуба	124.7	111.5	106.2	106.6	116.5	103.7	113.6	111.1	97.9
	Ширина зуба	104.6	117.9	111.9	108.6	100.0	105.3	122.5	118.5	92.7
	Длина задней долинки	105.6	100.9	88.9	104.6	105.6	83.3	107.4	101.8	77.8
	Относит. длина задней долинки	83.2	91.8	84.3	98.9	90.9	82.5	95.7	90.4	80.2
M_3	Длина зуба	126.0	118.0	116.0	111.1	123.6	107.6	114.6	116.7	88.2
	Ширина зуба	113.7	119.1	116.0	112.2	105.3	101.5	120.6	119.8	88.5
	Длина задней долинки	–	112.9	111.9	117.8	96.0	97.0	99.0	113.7	67.3
	Относит. длина задней долинки	–	94.7	98.3	104.7	76.3	88.0	83.3	92.8	74.6

Таблица X

Размеры костей передией конечиости лошадей подродов *Equus* и *Asinus*

(относительно величины костей кулана 100%)

Промеры, мм	*E. mosbachensis*	*E. latipes*	*E. uralensis*	*E.lenensis*	*E. dalianensis*	*E.gmelini*	*E. cuballus*	*E. przewalskii*	*E.hydruntinus*	*E. asinus*
Длина лопатки	–	–	–	111.6	–	109.5	119.9	113.6	–	75.6
Ширина ее через лопаточный бугор	–	130.6	122.3	114.6	–	118.5	124.7	113.1	89.2	78.2
Длина плечевой кости	139.4	123.9	118.2	110.3	–	111.2	117.2	108.9	–	71.6
Ширина ее нижнего эпифиза	138.3	127.9	113.9	114.5	–	108.1	121.3	107.8	94.9	65.9
Длина лучевой кости	125.6	118.1	111.5	108.7	–	102.7	–	106.7	97.6	71.0
Ширина ее нижнего эпифиза	117.4	127.2	119.9	114.5	140.0	115.1	124.7	108.7	94.7	73.3
Длина пястной кости	116.3	106.1	97.9	95.7	108.3	94.9	102.2	99.0	95.6	71.0
Ширина ее нижнего эпифиза	141.4	141.2	129.9	124.0	134.8	116.9	131.2	118.2	94.4	74.9
Длина фаланги I	132.7	114.6	105.6	101.4	–	99.0	109.6	100.1	96.6	73.5
Ширина ее диафиза	155.3	148.7	142.1	134.4	–	134.1	138.5	118.3	96.3	69.6
Длина фаланги II	135.4	128.3	122.2	122.8	139.9	113.5	122.5	114.1	94.5	70.7
Ширина ее диафиза	–	140.2	132.3	128.5	139.9	115.5	126.9	115.2	95.4	72.0
Длина фаланги III	132.2	137.8	125.8	125.5	–	124.8	129.0	119.0	97.9	62.6
Ее максимальная ширина	154.7	174.2	163.5	142.9	–	135.1	140.8	123.8	92.8	60.2

Относительные размеры костей задней конечности лошадей подродов *Equus* и *Asinus* (величина костей кулана принята за 100%)

Промеры, мм	*E. mosbachensis*	*E. latipes*	*E. uralensis*	*E.lenensis*	*E.dalianensis*	*E.gmelini*	*E.caballus*	*E.przewalskii*	*E. hydruntinus*	*E. asinus*
Длина бедренной	138.7	122.4	114.7	108.6	–	109.2	114.2	106.7	–	71.4
Ширина ее нижнего эпифиза	137.7	124.2	114.3	110.8	–	107.6	116.3	109.6	92.2	66.5
Длина большой берцовой	125.4	114.5	108.0	103.7	–	104.8	111.6	102.8	–	70.1
Ширина ее нижнего эпифиза	146.6	129.7	120.0	116.3	136.6	114.5	123.5	112.7	92.2	73.2
Длина таранной	134.8	121.4	111.9	110.0	132.4	110.0	113.6	102.3	94.5	73.9
Ширина ее дистального конца	132.8	131.9	121.3	118.4	140.1	117.8	123.0	113.0	94.8	75.9
Длина плюсневой	118.9	108.6	101.8	97.3	108.8	96.6	104.5	101.1	97.0	73.7
Ширина ее нижнего эпифиза	147.6	148.1	139.1	130.2	144.2	121.7	138.6	121.7	99.5	76.5
Длина фаланги I	137.0	114.8	106.2	101.9	–	99.6	110.5	103.3	96.1	76.0
Ширина ее диафиза	165.3	150.8	140.2	135.8	–	130.7	145.3	125.2	95.3	74.4
Длина фаланги II	144.2	135.5	125.8	122.6	–	105.2	126.4	116.8	98.7	75.8
Ширина ее диафиза	–	144.1	132.0	131.7	–	113.6	131.1	118.3	96.4	74.6
Длина фаланги III	144.6	132.9	125.0	120.5	–	121.6	117.3	122.3	95.3	51.8
Ее максимальная ширина	153.8	162.8	154.9	137.3	–	131.2	130.5	125.7	93.9	46.8

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ 3
Глава 1. Исследованный материал и методика работы 6
Глава 2. Структура подсемейства Equinae и морфологические особенности аллогиппусов 16
Подрод Аллогипусы — *Allohipus* Kretzoi, 1938
2.1. Ливенцовская лошадь — *Equus (Allohippus) livensovensis* Baigusheva, 1978 20
2.2. Лошадь Стенона — *E. (Allohippus) stenonis* Cocchi, 1867 21
2.3. Сиваликская лошадь — *E. (Allohippus) sivalensis* Falconer et Cautley, 1849 26
2.4. Санменская лошадь — *E. (Allohippus) sanmeniensis* Teilhard, Piveteau, 1930 27
2.5. Зюссенборнская лошадь — *E. (Allohippus) süssenborensis* Wüst, 1901 ... 31
2.6. Лошадь Веры Громовой — *E. (Allohippus) verae* Sher, 1971 34
2.7. Гиппарионовидная лошадь — *E. (subgen.?) hipparionoides* Vekua, 1960 36
2.8. Лошадь Валериана Громова — *E. (Allohippus ?) valeriani* Gromova, 1946 37
2.9. Древняя лошадь — *E. (Allohippus) altidens* Reichenau, 1915 37
2.10. Намадийская лошадь — *E. (Allohippus) namadicus* Falconer et Cautley, 1849 38
Глава 3. Морфологические особенности антропогеновых лошадей Северной Евразии 40
Подрод Настоящие лошади — *Equus* Linnaeus, 1758
3.1. Мосбахская лошадь — *E. (Equus) mosbachensis* Reichenau, 1903 40
3.2. Широкопалая лошадь *E. (Equus) latipes* Gromova, 1949 50
3.3. Уральская лошадь — *E. (Equus) uralensis* Kuzmina, 1975 65
3.4. Ленская лошадь — *E. (Equus) lenensis* Russanov, 1968 86
3.5. Уссурийская лошадь — *E. (Equus) dalianensis* Zhow, Sun, Xu, Li, 1985 97
3.6. Тарпан — *E. (Equus) gmelini* Antonius, 1912 104
3.7. Древняя домашняя лошадь — *E. (Equus) caballus* L., 1758 111
3.8. Лошадь Пржевальского — *E. (Equus) przewalskii* Poljakov, 1881 120
Подрод полуослы *Hemionus* Stehlin et Graziosi, 1935
3.9. Кулан, или джигетай — *E. (Hemionus) hemionus* Pallas, 1775 128
Подрод Настоящие ослы — *Asinus* Frish, 1775
3.10. Плейстоценовый осел — *E. (Asinus) hydruntinus* Regalia, 1907 156
Глава 4. Систематика лошадей подсемейства Equinae 170
4.1. Плиоценовые лошади 170
4.2. Антропогеновые лошади 172
4.3. Характеристика подродов 174
Глава 5. Основные направления эволюции и расселения лошадей в Северной Евразии 181
Заключение 191
Литература 193
Приложение 207

CONTENTS

Introduction 3
Chapter 1. Material and methods 6
Chapter 2. Structure of the subfamily Equinae and morfological characters of allohippus 16
Subgenus *Allohippus* — Allohippus Kretzoi, 1938
2.1. *Equus (Allohippus) livenzovensis* Bajgusheva, 1978 20
2.2. *E. (Allohippus) stenonis* Cocchi, 1867 21
2.3. *E. (Allohippus) sivalensis* Falconer et Cautley, 1849 26
2.4. *E. (Allohippus) sanmeniensis* Teilhard, Piveteau, 1930 27
2.5. *E. (Allohippus) süssenborensis* Wüst, 1901 31
2.6. *E. (Allohippus) verae* Sher, 1971 34
2.7. *E. (subgenus) hipparionoides* Vekua, 1960 36
2.8. *E. (Allohippus ?) valeriani* Gromova, 1946 37
2.9. *E. (Allohippus) altidens* Reichenau, 1915 37
2.10. *E. (Allohippus) namadicus* Falconer et Cautley, 1849 38
Chapter 3. Morpohological characters of anthropogene horses of North Eurasia
Subgenus *Equus* Linnaeus, 1758
3.1. *E. (Equus) mosbachensis* Reichenau, 1903 40
3.2. *E. (Equus) latipes* Gromova, 1949 50
3.3. *E. (Equus) uralensis* Kuzmina, 1975 65
3.4. *E. (Equus) lenensis* Russanov, 1968 86
3.5. *E. (Equus) dalianensis* Zhow, Sun, Xu, Li, 1985 97
3.6. *E. (Equus) gmelini* Antonius, 1912 104
3.7. *E. (Equus) caballus* L., 1758 111
3.8. *E. (Equus) przewalskii* Poljakov, 1881 120
Subgenus *Hemionus* Stehlin et Graziosi, 1935
3.9. *E. (Hemionus) hemionus* Pallas, 1775 128
Subgenus *Asinus* Frisch, 1775
3.10. *E. (Asinus) hydruntinus* Regalia, 1907 156
Chapter 4. Taxonomy of horses of the subfamily Equinae 170
4.1. Pliocene horses 170
4.2. Anthropogene horses 172
4.3. Characterization of subgenera 174
Chapter 5. Major evolutionary pathways and dispersal routes of horses in North Eurasia 181
References 193
Summary 205
Appendix 207

Эту книгу можно заказать по адресу:

199034, Санкт-Пстербург,
Университетская наб., 1.
Зоологический институт РАН,
И. Е. Кузьмнной

Ирнна Евгеньевна Кузьмнна

**ЛОШАДИ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ
ОТ ПЛИОЦЕНА ДО СОВРЕМЕННОСТИ**

Труды Зоологического института РАН

Том 273

Утверждено к печатн
редакционно-издательским советом
Зоологического института РАН
План 1997 г.

Редактор *Т. А. Асанович*
Художник *О. И. Малова*

Подписано к печати 09.02.98 г. Формат 60x90$^{1}/_{16}$. Печать офсетная.
Бумага офсетная. Зак. № 743. Печ. л. 14+1 п. л. вкл. Тираж 600 экз.
Цена договорная.

Зоологический институт РАН, 199034, СПб., Университетская наб., 1
ОАО ПП-3, 191104, СПб., Литейный пр., 55